

**Eötvös Loránd Tudományegyetem**

**Biológia Doktori Iskola**

**Vezetője: Dr. Erdei Anna D.Sc.**

**Etológia Doktori Program**

**Vezetője: Dr. Miklósi Ádám D.Sc.**

**Markó Gábor**

**Növény-növényevő kapcsolatok vizsgálata  
a magyarországi borókásokban**

**Doktori értekezés**

**Témavezető:**

**Dr. Altbäcker Vilmos**

**Egyetemi docens, MTA doktora**

**ELTE-TTK, Etológia Tanszék  
Budapest**

**2012**

---

# Tartalom

Általános bevezető .....	3
A vizsgált fajok általános jellemzése .....	18
A vizsgálatok célkitűzései .....	23
A vizsgálatok bemutatása .....	26
1. Vizsgálat: A közönséges boróka illóolajának szerepe a juhok borókarágásában .....	26
2. Vizsgálat: Az illatok és az illóolajok összetételének szerepe a juhok boróka választásában ..	41
3. Vizsgálat: Az illóolajok szerepe naiv házi nyulak táplálékválasztásában .....	56
4. Vizsgálat: A közönséges boróka illóolaj-tartalmát befolyásoló tényezők .....	73
5. Vizsgálat: A nyúlragás hatásai a borókák körüli gyepre .....	89
Általános értékelés .....	108
Irodalomjegyzék .....	124
Köszönetnyilvánítás .....	142
Összefoglalás .....	143
Summary .....	144

---

# Általános bevezető

A növényevők lelegelik és felhasználják a növények által megtermelt szerves biomasszát, amelyek korábban szerves formában voltak jelen a környezetükben. A folyamat nem tekinthető könnyen kivitelezhetőnek, mert ezt számos tényező hátráltathatja. Már a megfelelő tápnövény kiválasztása és elfogyasztása sem magától értetődő. Észre kell venniük a számukra értékes fajokat, netán az álcázott egyedeket. Meg kell birkóznuk az ellenük kifejlesztett fizikai és kémiai védekező mechanizmusokkal. Még az elfogyasztásuk előtt érzékelniük kell a növények illatát, ami információval szolgálhat a minőségükkel kapcsolatban. Képesnek kell lenni sérülésmentesen lelegelni a szűrés tövises között meghúzó leveleket. A növényevők étrendjében szép számmal akadnak mérgező fajok is, amelyek élettani hatása az állat számára komoly következményekkel járhat. Az elfogyasztást követően baktériumaik segítségével megemésztik a cellulózt, a növényi szövetek legstabilabb anyagát, amely lebontására önállóan nem lennének képesek.

Vajon miért fogyasztanak a növényevők számukra előnytelen tulajdonságokkal rendelkező táplálékot, táplálkozásukkal milyen válaszlépéseket váltanak ki a növényben? Munkám során ezekre a kérdésekre kerestem a választ egy felsivataginak számító élőhelyen, a Kiskunsági Nemzeti Park borókásaiban.

## A táplálkozás szerepe a növény-növényevő kapcsolatokban

Egy természetes társulásban számos állat- és növényfaj él egymás mellett stabil ökológiai rendszert alkotva, amelyek különböző módon befolyásolják egymás működését. A növényevők életmódjukból fakadóan különböző tevékenységekkel különböző módon befolyásolhatják a társulás szerkezetét, akár tájszinten is átforgatva azt. A nagyobb testűek taposással bolygathatják a talaj felszínét, heterogénné téve a zárt gyeptársulásokat vagy lehetőséget teremtve a frissen kipergett magvak talajba forgatására (Whitford & Kay, 1999). A száraz növényi részeket a kistestű emlősök fészeképítő anyagként is felhasználhatják (pl.: Gedeon et al., 2010; Szenczi et al., 2011), míg a sűrű lombkoronájú cserjések védelmet jelenthetnek a ragadozók elől (Villafruerte & Moreno, 1997).

A növényevők legjelentősebb vegetációformáló hatása a táplálkozásuk által valósul meg. A növényevők így jelentősen hozzájárulhatnak az élőhelyük vegetációs szerkezetének kialakításához és fenntartásához (Mysterud, 2006). Alacsony denzitás mellett lecsökkenthetik a növények közötti kompetíciót, így a faji diverzitás megnövekedhet (Belsky, 1992). Magas növényevő denzitásnál a

növényzet túltelelésével jelentős hatást gyakorolhatnak a faji diverzitás csökkenésére is, mozaikossá vagy éppen sivataggá téve az adott élőhelyet (Tewari & Arya, 2005). A növényevő denzitása és a növényevő szelektív táplálkozása meghatározza az adott terület legelési gyakoriságát. A szelektivitás lecsökkenhet alacsony táplálékkínálatból fakadóan, például télen vagy a nyári szárazságkor. Nem elhanyagolható tényező, hogy a növényevő mikor eszik az adott fajból a teljes vegetációs ciklushoz képest. A táplálékkínálatban megjelenő aszinkron fenológia csökkenti az egyes növények lelegelésének az esélyét, mivel vannak olyan időszakok, amikor a növény fizikailag nem elérhető az állat számára (Mysterud, 2006).

A növényevők számos tevékenységükkel befolyásolhatják a növények életét, de kétségtelenül a legjobban azok elfogyasztásával hathatnak rájuk. A növényfajok között számos különbség figyelhető meg a velük szemben mutatott fogyasztási preferenciát illetően. A ragadozók állati eredetű táplálékához képest a növényevők tápláléka rosszabbul hasznosítható, mert a növényi táplálék kisebb arányban tartalmazza a növényevő számára szükséges tápanyagokat, ezért sok felesleges anyagot is el kell fogyasztaniuk. Az eleve alacsonyabb hasznosíthatóságú táplálék minőségét tovább ronthatja a másodlagos anyagcseretermékek (későbbiekben MNA-k) jelenléte is.

A növényevők számára tehát nem elsősorban a hozzáférhető energia a legfőbb korlátozó tényező, hanem a növényi rész tápanyagbeli minősége (White, 2011). Összevetve egymással az állati és a növényi szervezet kémiai összetételét, azt vehetjük észre, hogy a növényi szövetekben ugyan magas a szén aránya, viszont más esszenciális elemeké, mint például a nitrogéné, a foszforé és a kéné alacsony (Sternern & Hessen, 1994). Összehasonlítva a növényevők táplálékának asszimilációs hatékonyságát, azt a húsevőkéhez képest igen alacsonynak találjuk (Kozlovsky, 1968; Welch, 1968). A számukra nélkülözhetetlen nitrogén és az egyéb esszenciális építőkövek megszerzése érdekében hatalmas mennyiségű szén alapú táplálékot is be kell vinniük a szervezetükbe, aminek egy jelentős része hasznosítatlanul távozik belőlük. Ugyanakkor nem mindegyik esszenciális elemet, építőkövet tartalmazó komponens használható fel a növényevő számára (pl.: nitrogénben gazdag a hasznos fehérje és a mérgező alkaloidák is), így tehát a növény össznitrogén-tartalma nem feltétlenül ad pontos képet a növényi minőségről. A növényevő a táplálkozása során a számára legértékesebb tápanyagokat tartalmazó növényeket fogja kiválasztani az adott kínálatból. Az afrikai patások heterogén eloszlása kimutathatóan összefügg a növényzetben található ásványianyag-tartalommal (pl.: Mg, Na, P mennyiségével) (McNaughton, 1979, 1983, 1988; Seagle & McNaughton, 1992).

Az MNA-k jelenléte negatívan befolyásolhatja a növényevők táplálkozását. Ezek közül sok úgy fejt ki a védekező hatását, hogy lassítja az emésztést (Dorman & Deans, 2000; Barthelmess, 2001), de szélsőséges esetben az egyed halálát is okozhatja (Molyneux & Ralphs, 1992; Pfister et

al., 2002). Gyakran ezek az anyagok csak bizonyos fenológiai stádium után kezdenek el megjelenni, mint például a rügypattanás után vagy a magvak érése során (White, 2011). Gazdag változatok alakultak ki a védekezésben szerepet játszó MNA-k tekintetében (Strauss & Agrawal, 1999). Az elsődleges kémiai komponens típusok: alkaloidák, glükozidák, mérgező aminosavak, terpenoidok és ciánglikozidok (pl.: Iason, 2005). A növények populációk között vagy akár egyeden belül is nagy változatosságot mutatnak a táplálék minőségét illetően (Martin et al., 2002; Huber et al., 2005; Miller et al., 2005). Ezen tápanyagbeli és minőségi korlátok kényszerítették a növényevőket a különféle táplálkozási módok kialakítására (White, 2011).

A növények eltérő módokon védekezhetnek a növényfogyasztókkal szemben. Ezek hatékonysága eltérhet ez egyes fenológiai stádiumokban. Alapvetően minden védekezési módszer lényege, hogy a növény a lehető legrosszabb táplálékminőséget prezentálja a növényevők felé, aminek számos típusa ismert. A védekező mechanizmusok kialakulásának módja szerint megkülönböztethetünk konstitutív védekezést és indukálható védekezést.

A konstitutív védelemben olyan MNA-k vesznek részt, amelyek folyamatosan állandó szinten és nagy mennyiségben vannak jelen. A védekezés lényege pont abban áll, hogy kémiaiilag és biológiaiilag is stabil anyagokkal dúsítják fel az amúgy értékes és tápanyagokban dús szöveteket. Ebbe a csoportba tartoznak a növényi szövetek szilárdításáért felelős és különösen ellenálló anyagok, mint a cellulóz, a hemicellulóz és a lignin (Coley & Barone, 1996). Ezen anyagok alkotják a növények biomasszájának jelentős részét, ami a fák esetében megközelíti a biomassza tömegének 90%-át, míg a fűféléknél a 60%-át (McKendry, 2002; Gani & Naruse, 2007). A növényevők közvetlenül nem is képesek ezen anyagok megemésztésére, ezért szükségük van a velük szimbiózisban élő cellulózbontó baktériumok együttműködésére. A cellulóz lebontása miatt elhúzódó emésztési folyamatot más vegyületek koncentrációjuktól függően tovább zavarhatják, csökkentve ezzel a folyamat hatékonyságát (Coley & Barone, 1996; Launchbaugh et al., 2001; Silanikove et al., 2001; Baraza et al., 2004). A növények részéről jelentős energiabefektetést igényel ezeknek az anyagoknak az előállítása, mert ezek a molekulák nagyok és viszonylag nagy dózis szükséges a hatékony védelem eléréséhez. Ilyen, mennyiségi alapon működő védekezést figyeltek meg nyírfák csersav tartalmával kapcsolatban (Bryant et al., 1992; Haukioja & Koricheva, 2000). A csersavak jelenléte tipikusan ilyen védekező eszköz, amelyek lassítják a rajtuk táplálkozó növényevők növekedését, fejlődését, kitéve őket a magasabb predációs kockázatnak (Dicke & Baldwin, 2010).

Míg a konstitutív védekezésre az volt a jellemző, hogy állandó jelleggel, mindig azonos szinten, nagy koncentrációban van jelen a növényben, addig az indukált védekezés csak az egyed megsérülésekor lép működésbe, megelőzve a jövőben esetlegesen megismétlődő szöveti

károsodásokat (Haukioja & Neuvonen, 1985; Langenheim, 1994; Krokene et al., 1999; Fordyce, 2001; Stamp, 2003). Tehát az indukált védekezésnél az MNA-k termelése a szövetskárosodás függvényében dinamikusan változhat. A növényevő hiányában az MNA-k termelése alapszinten zajlik, ami csak a növényevő fogyasztásának hatására kezd el megemelkedni. Ezért ennél a védekezésnél olyan MNA-k találhatók, amelyek képesek egyszerre betölteni a konstitutív és az indukált védekezés szerepét (Stamp, 2003). A terpének előállítása ugyan költséges, de aránylag kevés ráfordítással raktározhatóak, mennyiségük könnyen fenntartható és szükség szerint könnyen mobilizálhatóak (Gershenzon, 1994). Ugyanakkor a koncentrációja elég magas lehet, hogy a konstitutív védekezéshez szükséges hatást is érvényesíthesse (Langenheim, 1994). A nyitvatermők időben is képesek a védekezésüket a fitofágok táplálkozásához szinkronizálni. Az összehangoltságot fenyőkön (*Picea* spp.) és az őket fogyasztó fitofágokon tanulmányozták (Mumm et al., 2004). A fenyők legjelentősebb fitofágjai a kéreggarmányosok (Krokene et al., 1999), amik a *Dendroctonus*, az *Ips* és a *Scolytus* nemzetségek közül kerülnek ki. Kizárólag az élő fát támadják meg és a szaporodásuk során a tápnövényük jelentősen károsodik, majd el is pusztul. A szaporodási időszakban a fiatal felnőttek az új tápnövény osztódó szövetében járatokat fúrnak és lerakják a petéiket (Phillips & Croteau, 1999). A kéregbogarak párosodási ideje és a növényi szövetek fogyasztásának helye egybe esik a gyanta termelés helyével és idejével, ugyanis az osztódószövetben lévő gyanta termelése akkor indul be, amikor a lárvák épp kikelnek a tojásból. Ha a kéreggarmányosok behatolása nem elég hatékony ahhoz, hogy a tömeges behatolás elpusztítsa a fát, akkor az utódokat elárasztja a mérgező, és bénító hatású gyanta (He & Alfaro, 2000).

## A növényevők elleni növényi védekezési mechanizmusok

### Az MNA-k szerepe a növény-növényevő interakciókban

Az MNA-k kémiai és strukturális gazdagsága ugyanolyan változatosságról tanúskodik, mint az élő szervezetre gyakorolt sokszínű hatásmechanizmusuk. A kutatók számára még nem teljesen tisztázott, hogy vajon milyen funkcionális szerepet töltenek be az MNA-k a növények életében. Néhány évtizeddel ezelőtt az MNA-k kutatása korántsem volt ennyire népszerű, ugyanis az akkori szakmai vélekedés szerint az MNA-k az általános anyagcsere-folyamatok szükségszerű, de funkcionális haszon nélküli melléktermékei (Verpoorte, 1998). Ma már számos vizsgálat igazolta az MNA-k funkcionális hasznát bizonyos növényfajok specifikus anyagcseretermékét vizsgálva (Hartmann, 2007). A lehetséges funkcióik közül a legvalószínűbb az, hogy ezek az anyagok a növények kémiai védelmében vesznek részt. A növényi minőséget az MNA-k számos módon hatékonyan befolyásolják, amelyek hatására a növényevők táplálkozási viselkedése módosul (pl.: Augner et al., 1998). Az MNA-k más szervezetekre gyakorolt hatásai rendkívül változatosak és bár az élettani hatások között találunk néhány előnyösét is, az általános mintázat mégis az, hogy az emlősökre ható MNA-k döntő többsége inkább káros számukra (Lozano, 1998; Iason, 2005). A szakirodalomban egyre növekszik azon publikációk száma, amelyek az MNA-k negatív hatását írják le a növényevő emlősökkel (Freeland & Janzen, 1974; Iason, 2005; Iason & Villalba, 2006) vagy más növény patogén szervezetekkel kapcsolatban (Langenheim, 1994; Krokene et al., 1999).

Emésztés csökkentése akkor jöhet létre, amikor bizonyos MNA-k az állati emésztőrendszerben komplexeket képeznek egy táplálékalkotóval, megakadályozva annak további lebontását vagy a bendőben zajló mikrobiális enzimműködést. Ilyenek lehetnek például a proantocianidinek (kondenzált tanninok) is, amelyek fehérjékkel képezhetnek komplexeket, gátolva ezzel a fehérjék lebontását vagy a lebontásban résztvevő fehérjék működését (Barthelmess, 2001; Launchbaugh et al., 2001; Silanikove et al., 2001; Frutos et al., 2002).

A növényevők nem termelnek cellulózbontó enzimet, így ez a feladat a tápcsatornájukban élő endoszimbionta mikroorganizmusokra hárul. A lebontó folyamatok végtermékeként könnyen mobilizálható zsírsavakat hoznak létre, amik felszívódva megfelelő energiát és tápanyagot szolgáltatnak a gazdaszervezet számára. Számos MNA, mint például a monoterpén tartalmú illóolajok is, pont ezen enzimatisz folyamatokat próbálják meg lassítani vagy gátolni (Schwartz et al., 1980a; Dorman & Deans, 2000).

### Mérgek és mérgezés

A mérgezés fogalma többféleképpen definiálható, amelyek lényege megegyezik abban, hogy a bevitt táplálék (vagy anyag) fiziológiai hatása költségesebb, mint a vele járó haszon.

Mérgezés akkor lép fel, amikor az MNA-k mennyisége meghaladja az egyed méregtelenítő és/vagy kiválasztó kapacitását, így az MNA-k negatív hatását nem tudja az állat fiziológiai védekező rendszere kiküszöbölni (Freeland & Janzen, 1974). A probléma energetikai alapokon való megközelítése szerint mérgezés akkor következik be, amikor az energia és a források felhasználása magasabb, mint a belőlük nyert tápanyag értéke, rosszabb esetben a bevitt táplálék biológiai értéke eltűnik, és felvehetetlenné válik a fogyasztó számára (Janzen, 1978). Egy másik megközelítés szerint (Jasen & Murray, 1996) a növényevő emlősök nem törekednek a teljes elkerülésre, mert bizonyos tartományon belül képesek a méregtelenítésre és a fiziológiai méregtelenítő kapacitásuknak megfelelően szabályozzák a számukra káros anyagok felvételét.

A mérgezés kifejeződése változhat az egyes fajoktól és az elfogyasztott anyagoktól függően. Ez a viszonylagosság pedig azt mutatja, hogy a „mérgezőség” nem az egyik tulajdonsága egy adott kémiai anyagnak, hanem a fogyasztóra kifejtett fiziológiai folyamat következményeként értendő (Janzen, 1978).

A mérgezés kontrollált körülmények között, kísérletesen is kiváltható. Litium-klorid vizes oldatát a véráramba juttatva ingerelni lehet az agy rosszulletért és a hányásért felelős régióit, így mérgezés tüneteit lehet vele kiváltani valódi mérgek használata nélkül. Dózistól függően iz-averzió, rosszullet, hányás és hasmenés jön létre, túladagolva letargia és kóma is kiváltható. A táplálkozással kapcsolatos vizsgálatoknál a táplálék vagy bizonyos izek elkerülésére lehet kondicionálni az állatot, ha a rosszullet jellegzetes izhez köthető (Welzl et al., 2001).

A mérgező MNA-k általában az elfogyasztott növények által az állati emésztőrendszeren keresztül szívódnak fel, és szétroncsolják a sejtmembránokat vagy bejutnak a sejtekbe, beindítva további káros citotoxikus folyamatokat. Számos káros fiziológiai hatás köthető a növényi toxinokhoz. A pirrolizidin alkaloidok rákkeltő és súlyos májkárosító hatásokról ismertek (Hartmann, 1999), míg számos más alkaloida idegméregként is működhet (Aguilar & Wink, 2005). A csersav nagy dózisban károsíthatja a kérődzők belfalát, és módosíthatja az enzimműködést (Pass & Foley, 2000; Min et al., 2003).

Az MNA-k méregtelenítési és kiválasztási folyamatainak integrált hatása a fokozott víz- és sóvesztés, aminek elsősorban a sivatagi, felsivatagi vízdeficités élőhelyeken van jelentősége. *Neotoma* fajokon végzett vizsgálatokban a borókát alkotó monoterpén komponensek hatására az egyedek intenzív vizelet kiválasztással reagáltak (Dearing et al., 2002). Az MNA-kban gazdag táplálék elfogyasztását a nátrium egyensúly felbomlása követte, amit különböző nyúl (Jasen & Palo, 1991) és egér fajokon is dokumentáltak (Freeland et al., 1985). Ennek oka feltehetően a veseműködés károsodása miatt a belekből történő elégtelen só felszívódás vagy a túlzott nyáltermelés lehet (Freeland et al., 1985).



### Illóolajok és terpének

A terpének (terpenoidok) népes és változatos csoportjai (jelenleg 15000 – 20000 beazonosított komponens) a mevalonát útvonalból származnak (Langenheim, 1994), amelyek előállítására számos növény taxon képes, például a nyitvatermők. Az illóolajok különböző terpén komponensek komplex keverékei, amelyek izoprén (C5) egységekből épülnek fel. Az izoprén egységek komponenseken belül ismétlődhetnek, ami szerint megkülönböztetünk hemiterpén (C5), monoterpén (C10), szeszkviterpén (C15), diterpén (C20) vagy akár ennél nagyobb frakciókat. Az izoprén-szabály szerint az izoprén egységek egyenes szénláncokat alkotnak „fej-láb” vagy „láb-láb” irányban összekapcsolódva, de akár gyűrűs vegyületeket is képezhetnek, amelyekhez különböző funkciós csoportok is kapcsolódhatnak. A kémiai változatosságukat többek között ezen plasztikusságuknak köszönhetik (Langenheim, 1994). A legtöbb komponens már szobahőmérsékleten is könnyen párolog, intenzív és jellegzetes illattal rendelkeznek.

Az illóolajok komplexitása és az egyes terpenoidok termelése genetikailag szabályozott folyamatok eredménye, ami a terpén szintáz (TPS) génjének kifejeződésétől, aktivitásától függ (Martin et al., 2004). A komplexitás mellett nagyfokú változatosság is megfigyelhető az egyes egyedeken belül, illetve az egyedek között is (Miller et al., 2005).

Az illóolajok elsődleges szerepet töltenek be a kémiai növényi védekezésben az őket fogyasztó és károsító szervezetekkel (pl.: patogén gombák, mikroorganizmusok, fitófág rovarok, növényevők) szemben (Pickett et al., 1997; Lafuma et al., 2001; Vour'ch et al., 2002). A terpének gátolják az ATP képződést, a nukleoofil alkilezést, megrekesztik a védős hormonális folyamatait, a tápcsatonában összekapcsolódnak fehérjékkel és szterol vegyületekkel és roncsolják az idegrendszert (Langenheim, 1994). A különböző terpén komponensek aránya és dózisa határozza meg a védekezés sikerét (Trapp & Croteau, 2001; Martin et al., 2002). A terpenoidok másik fő funkciója, hogy a szállítóyalókban keletkezett sérüléseket eltömsésk, illetve megakadályozzák a mikrobás fertőzéseket. Erre a feladatra a nagy molekulatömegű és hosszú szénláncú, félkristályos szerkezetű diterpén gyanta savak szolgálnak, amik oxidálódás után polimerizálódnak és egy kemény anyagot létrehozva lezárják a sebet (Trapp & Croteau, 2001). Ugyanakkor megporzáskor az illóolajok fontos szerepet játszanak a rovarok csalogatásában vagy a tritrofikus kapcsolatokban (Unsicker et al., 2009).

### A növényi védekezés elmélete

A növények a legkülönbözőbb kémiai és fizikai védekezést fejlesztették ki a sokféle fogyasztójukkal szemben. Felmerült az igény arra, hogy ebből a sokszínű változatosságból általános törvényszerűségeket állapítsunk meg. A kutatók megalkották a növényi védekezés elméletét („theory of plant defense”). Az elmúlt évtizedekben számos hipotézist alkottak, hogy magyarázzák bizonyos MNA-k eloszlásának olykor szokatlan felhalmozódását, hogy miért magasabb bizonyos komponens jelenléte egyes fajokban vagy növényi részekben. Berenbaum (1995) összefoglaló tanulmányában 12 különböző, a kémiai védekezésben részt vevő komponens vagy komponensek felhalmozódásának szabályszerűségével kapcsolatos elméletet hasonlított össze. Egy másik ilyen munka viszont ennél jóval többre becsüli a szakirodalomban fellelhető elméleteket (Stamp, 2003). A számos hipotézis közül most csak azokat mutatom be, amelyekkel a munkáink során találkoztunk. Ez a néhány példa is elegendő a hipotézisek főbb sajátosságainak bemutatására.

### Növényi védekezéssel kapcsolatos alapfogalmak

A növényevők táplálkozására adott növényi védekező válaszokkal kapcsolatban számos fogalommal találkozhatunk a szakirodalomban (Strauss & Agrawal, 1999). A szöveti károsodás mértéke és a rájuk adott növényi válaszok erőssége merőben eltérő lehet egymástól, ami akár a növény fitnesszét is befolyásolhatja. A vizsgálatinkban a legáltalánosabbat, a Védekezés fogalmát használtuk, ami magába foglalja a rezisztencia és a tolerancia fogalmát is.

**Védekezés („Defense”):** Növényevők jelenlétében/ellen megjelenő bármely védelmet biztosító fenotípusosan megjelenő tulajdonság, aminek fitnesszben megnyilvánuló haszna van.

**Rezisztencia („Resistance”):** Olyan növényi tulajdonság, ami csökkenti a növényevők preferenciáját vagy azok jelenlétét.

**Tolerancia („Tolerance”):** Olyan mértékű szövetvesztesség elviselése, amely még nem csökkenti az egyed fitnesszét. Ez a hatás úgy mutatható ki, ha összehasonlítunk egy megsebzett és egy érintetlen egyedet, amelyek klónok vagy közeli rokonságban állnak egymással.

### Optimális védekezés

Az erőforrásokat meg kell osztani az egyedek egyes életműködéshez szükséges szükségletei között. Ennek megfelelően számos bélyeg között trade-off kapcsolat figyelhető meg, mint például a növényi védekezés és a növekedés, vagy a szaporodás között (Massei & Hartley, 2000). Az optimális védekezés hipotézise („optimal defense hypothesis”) szerint a védekezésnek fitnesszben mérhető költségei vannak (García, 1998; Baldwin & Ohnmeiss, 2000). A hipotézis feltételezi a genetikai változatosságot az MNA-k kialakításában, amit szelekciós folyamatok irányítanak. A szelekciós erőt elsősorban a növényevők képviselik, ami ellen a védekezés hatékonyan tud fellépni, csökkentve a fogyasztás mértékét (Stamp, 2003).

### Indukált védekezés alhipotézis

Az optimális védekezés hipotézis egyik legkutatottabb alhipotézise az indukált védekezés hipotézise („induced defence hypothesis”). Ez a védekezést egy költséges folyamatnak írja le, hisz erőforrásokat von el más életfolyamatoktól (Baldwin, 1998; García, 1998; Massei et al., 2006). A hipotézis egyik alapfeltétele szerint akkor lehet egy ilyen védekező rendszert a legtakarékosabban működtetni, ha a termelés akkor indul be, amikor a növényevők táplálkozása elkezdődik, és amint a veszély elmúlt leáll (Phillips et al., 1999). Ez azt jelenteni, hogy állandó jelleggel jelen van egy alap védekezési szint (konstitutív védekezés), azonban a növény fogyasztásakor ez a konstitutív védelem kiegészül egy indukált védelemmel. A védekezést szolgáló anyag termelése dinamikusan változik a növényevő tevékenységétől függően. A termelést a növényevő táplálkozásával okozott sebzés váltja ki, amely hatására az MNA-k szintje az alapállapothoz képest megemelkedik, majd a növényevők távozása után a termelés visszaáll az alapállapotra (Gatehouse, 2002).

Az indukált védekezés akkor működik a leghatékonyabban, ha a növényevők sebzésére adott növényi válasz minél rövidebb idő alatt (napok alatt) megtörténik. Egy vizsgálatssorozat

keretében (Katoh & Croteau, 1998; Steele et al., 1998) óriás jegenyefenyőt (*Abies grandis*) sebeztek meg és mérték az indukált választ. Pár nap elteltével intenzív monoterpén termelést észleltek, amelyek enzimatis h ttere  s k miai  sszet tele nagyban k l nb z tt a konstitut v v dekezésben haszn latos monoterp nek t l, ugyanis az induk lt v dekezésben jelen l v  monoterp nek nagyobb toxikus hat konys got mutattak patog n k rokoz kkal  s n v nyev kkel szemben egy r nt. Egy t bb  ves vizsg lat keret ben Bryant (1981) is hasonl  dinamik t figyelt meg a ny rf k  s a havasi ny l kapcsolat ban. A r gatlanokhoz k pest a nyulak  ltal r gott h jt sok kih jtva sokkal magasabb koncentrac j  terp n  s fenolos vegy leteket tartalmaztak, amelyek kedvez tlenebb t pl l kul szolg ltak a nyulaknak. A f k az MNA termel s t addig fokozhatj k, am g a nyulak popul ci ja  ssze nem omlik az egyre kevesebb kedvez  t pl l k miatt.

### ***Fenot pusos v dekezés allok ci s k lts ge alhipot zis***

Az optim lis v dekezés hipot zis m sik legkutatottabb alhipot zisei k z  tartozik a fenot pusos v dekezés allok ci s k lts ge alhipot zis („allocation cost of phenotypic defense subhypothesis”). Ez az alhipot zis azt  ll tja, hogy a limit lt forr sok korl tozottan vannak jelen az  l hely k n,  gy egyens lyt kell teremteni k k l nb z   lettani folyamatok k z t (pl.: n veked si r ta, szaporod s, n v ny i v dekezés fejleszt se). A hipot zis predikci i t h t trade-off kapcsolatot felt teleznek a v dekez sre ford tott forr sok befektet se  s a n veked s vagy a szaporod s (Stamp, 2003), vagy m s  letmenet komponensek k z t, mint a szaporod s m dja vagy az  lettartam (Coley et al., 1985; Jing & Coley, 1990; Sutherland, 2004). K l nb z  k rnyezeti hat sok ezeket az egyens lyi folyamatokat nagyban befoly solhatj k,  gy a t panyaghi nyos vagy extr m klimatikus  l helyen az eml tett trade-off kapcsolatok sokkal  r sebben jelentkezhetnek, mint a forr sokban gazdag  l helyeken (Marion & Houle, 1996).

## A növényevők mérgező növény fogyasztása

A növényevők a növények által termelt szerves anyagokat fogyasztják, amelyek elengedhetetlenek az energiaszükségletük fedezésére, a növekedésükhöz és a szaporodásukhoz. Azonban az energia-felvétel mellett a táplálkozást olyan kényszerek is befolyásolják, mint a táplálkozás ideje, emésztési kapacitás és az állat tápanyag szükséglete (Belovsky, 1981), de talán a legjelentősebb táplálkozást befolyásoló tényező a növények kémiai minősége. A korábbiakban bemutatottak a növények minőségét befolyásoló tényezőket, amelyek alapvetően meghatározzák a táplálék hasznosíthatóságát, fogyaszthatóságát.

A növényevők táplálkozási preferenciáit öröklött és tanult elemek egyaránt befolyásolhatják, de fontos szerepet játszik a faj mérgező anyagokkal szembeni fiziológiai tűrőképessége is. Pfister (1999) fiziológiai és viselkedésen alapuló védekezési kategóriákba sorolta azokat a mechanizmusokat, amelyek a növényi védekező rendszerek ellen irányulnak. A tisztán viselkedésen alapuló mechanizmusok esetében az MNA-k vagy a mérgek elkerülése még azok elfogyasztása előtt megtörténik, mert az állat sikeresen felismeri és elkerüli ezeket a fajokat. Ezzel szemben a teljesen fiziológiai védekezésen alapuló mechanizmus nem fordít energiát a növények közötti minőségbeli különbségek felkutatására, hanem kizárólag fiziológiai úton próbálja meg semlegesíteni a már elfogyasztott toxinokat. A fent említett kategóriák nem zárják ki egymás jelenlétét ugyanazon egyedben, ugyanis ezek eltérő mértékben, egymástól függetlenül is alkalmazhatóak. Most azokat a tényezőket és mechanizmusokat mutatom be, amelyek jelentősen befolyásolják a növényevők táplálkozását, külön figyelmet fordítva a mérgező fajok fogyasztására.

### Öröklött preferenciák és averziók

A növényevő táplálkozása során a tápnövényeket az ízük, az illatuk és a látványuk alapján különbözteti meg egymástól és ítéli meg a fogyaszthatóságukat (Provenza et al., 1992). Az illat- és ízkomponenseknek különösen fontos szerepük van a minőség megítélésében, mert ezekből közvetlenül tudnak az összetételre következtetni. Számos fajról bebizonyosodott, hogy bizonyos ízekkel és illatokkal szemben születésüktől fogva preferenciákkal és averziókkal rendelkeznek (Hudson & Distel, 1999). Így egy fiatal, tapasztalatlan növényevő új környezetbe helyezve is életképes lehet. Genetikailag kódoltan nagyfokú preferencia jelentkezik az édes ízzel szemben, míg a keserű ízzel szemben averzió váltható ki (Launchbaugh et al., 1993). Az édes íz a növényekben található könnyen mobilizálható kalóriadús, különböző szénhidrátok (pl.: cukrok) magas jelenlétére utal, míg a keserű íz (pl.: szaponinok, ciánglikozidok, alkaloidák), a kellemetlen

szag (pl.: terpének) vagy a fogyasztás utáni fanyarság érzése (pl.: csersavak) a különböző toxinok magas koncentrációját, a mérgezés lehetőségét jelezhetik (Bradbury, 2004). Ezen ökölszabály alapján akár a teljesen tapasztalatlan állatok is képesek lesznek arra, hogy elkerüljék a mérgező fajokat (Fowler, 1983).

Az egységes képet árnyalja, hogy a keserűség jelenléte nem feltétlenül utal a növény mérgezőségére, ugyanis néhány igen erős toxinnak egyáltalán nincs keserű íze (pl.: bizonyos alkaloidáknak, Molyneux & Ralphs, 1992). Ez válasz lehet arra, hogy bizonyos naiv háziállatok miért érzékenyebbek sokkal jobban a mérgező növényekre (Provenza, 1995). Viszont a pusztán íz alapú választás nem mutat egységes mintázatot a különböző fajkapcsolatokon végzett tanulmányok között és nem ad egyértelmű választ arra sem, hogy a legelésző állatok miért esznek mégis mérgező növényeket. Más fajok pedig annak ellenére is fogyasztanak erős illatú és mérgező növényeket, amikor van számukra egyéb elérhető táplálék (Welch et al., 1983; Mátrai & Kabai, 1989). A juhok sem feltétlenül kerülnek el a felkínált keserű ízű táplálékot (Arnold & Targett, 2002), sőt preferenciát tapasztaltak akkor, amikor magas kalória értékű táplálékot ízesítettek más ízekkel, annak ellenére, hogy korábban ezeket az ízeket nem preferálták (Provenza, 1995; Baraza et al., 2005). Látható a fenti példákából, hogy az öröklésen alapuló mérgező növény felismerés nem teljesen univerzális, ugyanis a keserű íz nem feltétlenül párosul a növényi mérgekkel, és a keserű íz iránti, genetikailag kódolt averziót felülírhatják más tanulási mechanizmusok.

## Viselkedésen alapuló védekezés

### *Kevert táplálkozás: tápanyag-méreg optimalizáció*

A mérgező hatású MNA-k fiziológiai hatása elsősorban azok felvett dózísától függ. Míg az alacsony mennyiségnél az adott toxin nem, vagy alig fejt ki a hatását, addig egy magas dózissal több tünetet is produkálhat. Ennek megfelelően folyamatos trade-off figyelhető meg a felveendő növényi mennyiség és az abból kinyert tápanyag, valamint azok toxintartalma között (Freeland & Janzen, 1974; Provenza, 1996). Ennek hatására az állat optimalizálni fogja a tápanyag bevitelt a tápanyag és a toxin között (van Wieren, 1996).

A táplálék helyes megválogatásával az egyed több felvehető táplálékhoz jut kisebb mérgezés elsenvedése mellett. Általában az energia- és tápanyagszükségletek, valamint az élőhely nyújtotta sajátos faj-összetételbeli kínálat kényszerei határozzák meg a növényevő valós táplálék összetételét (Belovsky, 1981, 1997). Ennek megfelelően a növényevő emlősök tápláléka általában több fajt tartalmaz, amelyek közt lehetnek mérgező növények is (pl.: Mátrai & Kabai, 1989; Provenza, 1996; Mátrai et al., 1998; Katona & Altbäcker, 2002; Katona et al., 2004). A különböző

forrásokból származó különböző típusú MNA-k interakcióba léphetnek egymással, és bizonyos esetekben akár semlegesíteni is tudják egymás hatásait. Kísérletesen is igazolt, hogy egy növényevő többet tud enni, ha több különböző, de egymás hatását semlegesítő toxin-tartalmú növényből eszik, mintha ugyanazt a mennyiséget kizárólag csak egy faj elfogyasztásából szerezné. Egereknek egyszerre kínáltak fel csersav- és szaponin-tartalmú táplálékot, amelyek az állat gyomrában összekeveredve semlegesítették egymás káros hatásait (Freeland et al., 1985). Hasonló hatást kaptak fiatal juhokon is, ahol a csersavas és illóolajos táplálékot együtt fogyasztva több hasznosítható tápanyagra tudtak szert tenni (Mote et al., 2007).

Bizonyos táplálkozási preferenciák nem magyarázhatók pontosan az MNA-k mennyiségével. A növényevő táplálkozását a növényekből nyerhető felvehető energia és az MNA-tartalmuk közötti optimalizáció is irányíthatja. Ilyenkor az optimális táplálkozást olyan tényezők is befolyásolhatják, mint a tanulás, amely jelenséget jól szemlélteti a következő vizsgálat: Baraza kollégáival (2005) csersav- és terpén-tartalmú táplálékot kínáltak fel különböző tápanyagtartalmú táppal előkondicionált bárányoknak. A táplálék tápanyag- és MNA-tartalma alapján az állatok azt választották, amelyikből a kondicionálás során nagyobb energianyereségre tettek szert. Ezzel igazolták, hogy a tesztalányok képesek voltak az energiafelvétel maximalizálására és az MNA minimalizálására. Ezt az optimalizációt a helyes táplálékválasztással, tanulás segítségével érték el. Egy másik felfogás szerint a növényevő emlősök táplálkozásánál nem feltétlenül az a fő kérdés, hogy mely mérgező vagy rosszabbul emészthető növényeket kell elkerülni, hanem az, hogyan képes az egyed az MNA felvételét szabályozni, hogy az a tolerálható szint alatt maradjon (Pfister et al., 1997; Foley & Moore, 2005).

Számos növényi komponens hatásmechanizmusa a növényevők emésztésének lassításával növeli meg az emésztőcsatornában eltöltött időt, csökkentve ezzel a az állat további táplálékfelvételét. A következő táplálékbevitel előtt az állatnak elegendő időt kell biztosítani, hogy a fiziológiai méregtelenítési folyamatok lejátszódhassanak, amely nagyban függ az adott növényevőtől és a felvett toxinoktól (Foley & Moore, 2005). Ekkor az energia-bevitelének maximalizálása és a táplálkozási idő minimalizálása között kell optimalizálniuk (Sih & Christensen, 2001).

***Szelektív táplálkozás: egyéni és szociális tanulás***

Egy adott élőhelyen a növényevő a táplálkozása során számos egyedi kémiai minőségű tápnövénnel találkozhat, amelyek között lehetnek számára erősen mérgezőek is. A legelő állatnak ismeretet kell szerezni az elfogyasztandó egyedek minőségéről és azok lehetséges élettani hatásairól, lehetőleg még az elfogyasztást megelőzően. Ezen ismeretek birtokában a jövőben csökkentheti a számára mérgező egyedek bevitelét és növelheti a túlélési esélyeit. Az érzékszervekkel történő elemzés után a kapott eredményt összeveti a korábbi tapasztalataival, majd az egyed dönt az elfogyasztásáról vagy elkerüléséről. Az elkerülés vagy a preferencia eldöntéséhez szükséges információ az egyed számára vagy genetikailag kódolt formában állhat a rendelkezésére, vagy valamilyen tanulási mechanizmusból származhat.

Az emlősök bizonyos növényekhez, illetve aromás anyagokhoz történő kondicionálása már az anyaméhben megkezdődhet. Ha vemhes anyákat különböző illat- és ízkomponenseknek tettek ki, akkor az utódai hasonló ízű/illatú táplálékot preferáltak felnőtt korukban. Simitzis munkatársaival (2008) vemhes juhokat etettek kezeletlen és oregánóval illatosított táppal, majd a megszületett fiatal báránnyal különböző illóolajjal kezelt tápok iránti preferenciájukat vizsgálták. Az oregánóval szagosított tápot evő anyajuhok báránnyai is oregánó kedvelőek voltak. Hasonló eredményt kaptak nyulaknál (Bilkó et al., 1994; Hudson & Distel, 1999) és az embernél (Schaal et al., 2000; Mennella et al., 2001) is. Illat- és ízaverzió kondicionálása megtörténhet a születés előtt is (Smotherman & Robinson, 1985), azonban a vemhes állat mérgező növény fogyasztása igen súlyos következményekkel járhat a magzatokra nézve, bár ennek a folyamatnak a pontos hatásmechanizmusa még nem ismert eléggé.

Születés után a fiatal emlős az anya által fogyasztott táplálékot az anyatejen keresztül közvetett módon veszi fel. Az anyatejen keresztül ismerkedik meg az anya által fogyasztott növények ízével, illatával, így megtanulja, hogy felnőve milyen ízű növényeket érdemes fogyasztania. Kísérletesen igazolták, hogy aromás anyaggal intenzív illatúvá téve az anyatejet a fiatal báránnyal felnőve többet fogyasztottak az adott illatú táplálékból (Nolte & Provenza, 1992), de hasonló eredményt kaptak nyulakkal is, ahol az anyákat különböző táplálékban tartva az utódaik felnőve az anya szoptatási időszakban fogyasztott táplálékot preferálták (Bilkó et al., 1994). A szópással elsősorban preferencia váltható ki, még akkor is ha az adott kondicionált szag egy igen erős mérgező növény illata.

Felnőttkorban a csapatban legelő emlősöknél (pl.: juhoknál) fontos a legelőtársak jelenléte (Boissy & Dumont, 2002). Ezekben a társas kapcsolatokban egymástól is eltanulhatják, vagy egymás hatására módosíthatják a fogyasztásra érdemes, vagy az elkerülendő fajokat (Scott et al., 1996; Ralphs & Provenza, 1999). A társasan legelésző fajoknál a szociális hatás jelentőségét jól

szemlélteti Ralphs és kollégái (1994) legeléses vizsgálata. Naiv szarvasmarhák egy számukra elkülönített legelőn nagyon keveset ettek egy csüdfű fajból (*Astragalus mollissimus*), míg egy másik területen a tapasztalt társaik táplálékának jelentős részét alkotta ez a növény. A két külön legeltetett csoportot a vizsgálat második felében együtt legeltették. Ekkor a naiv egyedek eltanulták tapasztalt társaiktól a csüdfű fogyasztását és végül hasonló arányban ettek, mint a tapasztalt társaik.

Tanulási folyamatok feltételezhetőek, amikor a növényevő elutasít egy mérgező növényt és helyette egy alacsonyabb toxintartalmút részesít előnyben. Provenza (1995) azt figyelte meg, hogy a kecskék az azévi, új tápanyagban és csersav tartalomban egyaránt gazdag *Coleogyne ramosissima* hajtásainak fogyasztásáról pár órán belül átváltottak az idősebb, kevesebb tápanyagot és csersavat tartalmazó ágak fogyasztására és a továbbiakban csak azokon táplálkoztak. Az egyes fajok táplálkozásalapú megítélése eredhet a fogyasztás utáni következményekből (Provenza et al., 1992), a tanult averziókból vagy preferenciákból (Provenza et al., 1990; Provenza, 1995; Riddle et al., 1996; Ralphs & Provenza, 1999).

## Fiziológiai alapú védekezés

A tanulás hatékony eszköz lehet a mérgező növények elkerülésével szemben, de nem feltétlenül ad teljes és tökéletes védelmet. Mindenképpen fennáll a hibázás, a növények minőségének téves megbecslése (van Wieren, 1996). Feltehetőleg különbség lehet a háziállatok és a vadon élő növényevők tanuláson alapuló elkerülésében. A házasított növényevők többször szenvedhetnek a növények okozta mérgezéstől, mint a vadon élők (Provenza et al., 1992; Ralphs, 2002). Ezen hibázások kivédésére adhat hathatós védelmet a fiziológiai védekezés, mint például a mérgek elleni magas tolerancia, és az anyagsere-utakon keresztül megvalósuló méregtelenítő rendszerek hatékony működése.

Számos példát találunk arra az irodalomban, hogy némely fajok az MNA-k negatív hatásai ellen sikeresen alkalmazkodtak, csökkent a velük szemben mutatott érzékenységük vagy toleránsabbak ezekkel kapcsolatban az aktuális MNA-k jelenléte mellett. Ezeknél a fajknál megfigyelhetünk olyan fiziológiai anyagsere-utakat, amelyek segítségével le tudják bontani vagy semlegesíteni tudják a toxinokat. Dearing és munkatársai (2000) szerint a méregtelenítésben alapvetően két korlátozó tényező játszik közre. Az egyik tényező a tápanyag-szükséglet, ami az állat energiaszükségletét határozza meg. A másik tényező a korlátozott méregtelenítés képessége, mely szerint az emlős méregtelenítő rendszerének vannak felső korlátai, ami felett az állat már



tehetetlen a toxinokkal szemben. Ritka az olyan növényevő, amely kizárólagosan egy fajt fogyasztva hozzájut a számára szükséges összes tápanyaghoz, ezért egyensúlyt kell teremtenie a bevitt tápanyag enegiaértéke és a toxinok káros hatásai között. Vizsgálataikban egy specialista és egy generalista táplálkozású patkányfaj  $\alpha$ -pinén fogyasztással összefüggő viselkedési és fiziológiai válaszait vizsgálták. Természetes élőhelyükön a specialista *Neotoma stephensi* a *J. monosperma* nevű boróka fajt nagy arányban fogyasztotta, míg ugyanezt a növényt a generalista *N. albigula* csak elvétve. Az MNA-k méregtelenítésekor a vizeletbe erős szerves savak választódtak ki, aminek a tartalmát pH-méréssel mérték, mint a méregtelenítés egyik indikátorát. A generalista táplálkozású patkányok vizeletében magasabb volt a pH, mint a specialistáknak, ami feltehetően az eltérő méregtelenítési rendszer működésének hatékonyságából fakadt. E példa jól tükrözi, hogy a generalisták méregtelenítésében és a mérgezés megelőzésében sokkal nagyobb szerepet játszik a másodlagos anyagcseretermékek mennyisége, mint a tápanyagtartalom. Az életműködéshez szükséges energiát a minimális méreganyag-tartalom felvétellel és a változatos táplálék összetétellel próbálja meg elérni.

Számos biokémiai anyagcsere-utat és detoxifikáló enzim működésén alapuló méregtelenítési rendszert írtak már le mind az emlősöknél (Dearing et al., 2002), mind a rovaroknál (Snyder et al., 1998). A mérgek ilyenkor mérgezés nélkül távoznak az állat szervezetéből. A havasi nyúl (*Lepus timidus*) gyakorta fogyaszt fás növényi részeket és nem szenved a vizelet általi nátriumvesztéstől, ha magas fenol-tartalmú nyírfá (*Betula pendula*) hajtásokat fogyaszt, szemben a legelésző mezei nyúllal (*Lepus europaeus*) (Iason & Palo, 1991). A legelészőkkel ellentétben, a „browser”-típusú növényevők nyálában magas a csersavat lekötő fehérjék jelenléte (Silanikove et al., 2001).

---

# A vizsgált fajok általános jellemzése

## Házi juh (Bovidae: *Ovis aries*, L.)

A házi juh az egyik legkorábban domesztikált háziállatunk egyike, amelyet a száraz és hegyvidékes Elő- és Közép-Ázsia térségében élő vadjuhokból (*Ovis orientalis*) kezdtek el tudatosan nemesíteni 8000–10000 évvel ezelőtt (Clutton-Brock, 1999). A több ezer éves nemesítő munka eredményeként a házi juh a fejlett és a fejlődő országok fontos gazdasági haszonállataink egyikévé vált, amelyet elsősorban a gyapjáért és a húzáért tartanak.

A juhok elsősorban a gyepek lágyszárú, egyszikű növényeit legelik, de olykor a fás szárú bokrok és fák alacsonyabb ágait is megrágják (Posse et al., 1996; Rogosic et al., 2006a). A házi juh kérődző emlős, ami alapvetően meghatározza táplálkozási szokásait. A legeléssel elfogyasztott növényi részeket, cellulózt a bendőben élő mikroorganizmusok segítségével bontja le. Az emésztési folyamatokat elősegítve a kérődzők az előemésztett táplálékot meghatározott időközönként (napi 4–6 alkalom) felöklendezik és újrarágják. A kérődzés ideje a takarmány minőségétől függően naponta akár 6–12 óra is lehet. A legelés diurnális eloszlást mutat reggeli és késő délutáni aktivitási csúccsal.

Szociális emlős lévén a juhok csoportosan élnek, ami megfelelő védelmet biztosít a ragadozók ellen, viszont hátrányt jelent, ha egy adott területen alacsony az elfogyasztható biomassza mennyisége. A nyájon belül az egyedek nem homogénen helyezkednek el, hanem kisebb, 2–6 egyedből álló alcsoportokba rendeződnek (Boissy & Dumont, 2002). Legeléskor vagy haladáskor együtt mozognak, folyamatosan figyelemmel kísérve társaik mozgását, táplálkozását (Ralphs & Provenza, 1999).

A juhok a taposásukkal, a szelektív rágásukkal, és az ürülékképzésükkel jelentősen átforgathatják a legelő vegetációjának szerkezetét (Fitter & Jennings, 1975). Az állatok szelektív rágása során elkerülik a legelők szúrós vagy mérgező fajait, amelyek kompetíció hiányában elszaporodhatnak, háttérbe szorítva a korábban domináns fajokat (Pei et al., 2006). A mérgező fajok elszaporodása a naiv állatokra nézve a növényi mérgezés kockázatát hordozza magában. A könnyű tanulmányozhatósága és viszonylag egyszerű tartása miatt a házijuh a szelektív legelés és a táplálkozással kapcsolatos vizsgálatok egyik fontos modell állata.

## Üregi nyúl (*Leporidae: Oryctolagus cuniculus*, L.)

Az üregi nyúl kis termetű, kisebb kolóniákban élő társas, territóriumot fenntartó növényevő emlős (**1. Fotó**). A territóriumok mérete általában 50–100m átmérőjű (Moreno & Villafuerte, 1995), amely határait ürülékdombokkal, kisebb kaparásokkal vagy szagokkal (álljelöléssel) jelölnék ki (Richardson et al., 2002; von Holst et al., 2002). Minden kolónia saját, homokba vajt, kiterjedt, több kijáratral rendelkező üregrendszerrel rendelkezik (Moreno & Villafuerte, 1995), amiket általában egy bokorcsoport közepében találunk. Az életük jelentős részét a nyúlvárakban, illetve azok közvetlen környezetében töltik és csak ritkán merészkednek el onnan távolabbra (Richardson et al., 2002).



**1. Fotó** Alkonyatkor előmerészkedő üregi nyúl táplálkozás közben a tatárszentgyörgyi borókásban. A háttérben látható boróka bokor alsó részéről teljesen lerágták a lombot. (Markó G. felvétele)

Az üregi nyúl nokturnális aktivitást mutat, aminek aktivitási csúcsa szürkületkor és hajnalban van. Ebben az időszakban jár csoportosan táplálkozni. Tápláléka elsősorban fűfélékből áll, de évszaktól és élőhelytől függően megrághatja a kétszikűeket, a bokrok és fák alsóbb hajtásait is (Mátrai et al., 1998; Katona et al., 2004). Az üregi nyúl cökotróf (lágy bélsár evő); végbeléből visszaeszi az elsődleges székletet, így a vakbelében élő mikroorganizmusok által előállított tápanyagokat és vitaminokat az ürülék elfogyasztásával hasznosítani tudja.

Ez a faj az ember közreműködésével az egész világon elterjedt (Villafuerte & Moreno, 1997; Branco et al., 2000). Korábban mezőgazdasági kártevőként tartották őket számon, de mára az eredeti élőhelyükön az intenzív vadászat, az élőhelyek folyamatos összeszűkülése miatt és a sorozatos járványok következtében az állományuk drasztikusan lecsökkent (Delibes et al., 2000). Hasonló tendencia figyelhető meg más területeken is, például a magyarországi borókásokban (Katona & Altbäcker, 2007). A veszélyeztetett fajok listájának hivatalos honlapja szerint (<http://www.iucnredlist.org/>) közel veszélyeztetett státusszal rendelkezik, ezzel szemben világviszonylatban invazív fajként tartják számon és szerepel a világ 100 legveszedelmesebb fájának listájában is (Lowe et al., 2000).

Az üregi nyulat a rómaiak kezdték el tenyészteni, majd a középkorban Franciaországban házasították, így mára már számos fajtával találkozhatunk, amelyek testi bélyegei jelentősen megváltoztak (pl.: nagyobb tömeg) (Queney et al., 2002). A megváltozott életkörülmények ellenére a főbb viselkedésszerű szokásaikat (pl.: táplálkozás, szociális viselkedés stb.) viszont megtartották, így a házi nyúl alkalmas modell szervezete lehet a különböző viselkedésbiológiai és fiziológiai kutatásoknak egyaránt.

## Közönséges boróka (Cupressaceae: *Juniperus communis*, L.)

A *Juniperus* nemzetséget közel 70, morfológiailag igen változatos faj alkotja, amelyek döntően az északi féltekén honosak (Adams & Pandey, 2003; Adams et al., 2003). Közös jellemzőjük, hogy a leveles ágacskáik szögletes vagy hengeres alakúak, a virágaik kétlakiak és a tobozbogyójuk elhúsosodott. Erősen aromás növények, gazdagok illóolajokban, amelyekben főként monoterpének dominálnak (Adams, 1998).

Thomas és munkatársai átfogó jellemzést készítettek (Thomas et al., 2007) a közönséges borókról (*Juniperus communis*) (**2. Fotó**). A boróka 2–4m magas bokorméretű, fás szárú, örökzöld nyitvatermő kétlaki növény. A szúrós, ár alakú levele hozzávetőlegesen 8–20mm hosszú, hármas örvöket képez a hajtásokon. Virágzása április-májusra tehető. A tobozbogyók éretten barnás-fekete színűek, a méretük átlagosan 8mm átmérőjű, a vastag epidermisz alatt lágy, alacsony víztartalmú szövet található. A tobozbogyóban a következő évben augusztus-szeptember környékére fejlődik ki a benne található három mag. (Thomas et al., 2007)

A közönséges boróka egész Európában elterjedt. A Skandináv-félszigettől egészen a Földközi-tenger térségéig, a síkságoktól az alacsonyabb hegyvidékekig mindenütt előfordulhat (Adams & Pandey, 2003).



**2. Fotó** A közönséges boróka jellegzetes állományalkotó fásszárú növénye a nyáras-borókás társulásoknak. A borókákból álló csoportokat az üregi nyulak búvóhelyül használják, ahonnan eljárnak táplálkozni. Ezen a tatárszentgyörgyi borókán jól megfigyelhető a nyulak által okozott rágás. (Markó G. felvétele)

Hazánk legjelentősebb állományai a Duna-Tisza homokhátságain találhatók (Kertész et al., 1993), de a középhegységeinkben is fellelhetők nagyobb elszigetelt állományai. Meleg- és fényigényes faj, ami mérsékelt száraz, enyhén meszes (vagy mészszegény) váztalajon, erdők helyén, legelőkön fordul elő, de gyakran állományalkotó pionír fajként jelenik meg (Ward, 1982; Kertész et al., 1993). Tobozbogyóit drogként gyűjtik (*Juniperi fructus*). Antimikrobiális illóolaja (*Aetheroleum juniperi*) vizelet hajtó hatással is rendelkezik (Yarnell, 2002).



**3. Fotó** A bugaci borókás jellegzetes látkepe. A társulásban a gyep, a fás-bokros és homokos felszínnek mozaikosan váltakoznak egymással. Az élőhelyre jellemző a lassú növekedésű, gyér lágyszárú vegetáció. (Markó G. felvétele)



**4. Fotó** A bugaci borókás látkepe madártávlatból. Ezen skála szerint jól látható a különböző növénytypusok (gyep, fasszárúak) mozaikos struktúrája, amint a homokos talajfelszínnel váltakoznak. Az egyes növényzeti borításoknál jelentősek lehetnek a mikroklimatikus eltérések. (GoogleEarth)



---

# A vizsgálatok célkitűzései

Doktori munkámban a növény-növényevő kapcsolatokat vizsgáltam egyes Duna-Tisza közí borókásokban. Ezeken az élőhelyeken felsivatagi körülmények miatt alacsony produktivitású vegetáció él, melyek közül sok faj a növényevők számára mérgező MNA-kat termel. Viselkedésokológiai és kémiai ökológiai megközelítésű terepi és laboratóriumi vizsgálataim során arra kerestem a választ, hogy milyen hatással van a növényevők jelenléte és viselkedése a környezetükben élő növényekre és az élőhelyükre.

Az első három vizsgálatunk a borókarágás jelenségét tanulmányozza terepi és laboratóriumi körülmények között. A negyedik vizsgálatunkban kitérünk a borókarágásra ható illóolaj mennyiségét befolyásoló biotikus és abiotikus tényezőkre. Az ötödik vizsgálatunkban a tájszinten is megjelenő vegetáció formáló tényezőket hasonlítottuk össze egymással. Az egyes vizsgálatok konkrét kísérleti kérdéseit az alábbiakban részletesen ismertetem.

## 1. vizsgálat

### A közönséges boróka illóolajának szerepe a juhok borókarágásában

Az MNA-k növényi védekezésben betöltött hatékonysága összefügghet azok mennyiségével és minőségével egyaránt, de élőhelyenként, szezonálisan vagy akár egyedi szinten is nagy különbségeket mutathatnak. A közönséges boróka (*Juniperus communis*) egyedek közötti rágottságbeli variancia, amely feltehetően a szelektív rágásnak köszönhető, mind az egyes borókások között, mind a bugaci és az orgoványi állományon belül is megfigyelhető.

#### A vizsgálatban a következő kérdésekre kerestünk választ:

- (1.) Milyen viszonyban van a boróka bokrok rágottsága az egyedek illóolaj-tartalmával?
- (2.) Mutat-e szezonális változást a boróka bokrok illóolaj-tartalma és ez szinkronban van-e a rágás szezonális dinamikájával?
- (3.) Milyen összetételbeli különbségek figyelhetők meg a nagyon rágott illetve a rágástól mentes borókák illóolajában?
- (4.) Milyen kapcsolat tapasztalható a rágási nyomás és a rágott borókák térbeli mintázata között?
- (5.) Milyen hosszútávú következményei vannak a helyspecifikus rágási nyomásnak?

## 2. vizsgálat

### Az illatok és az illóolajok összetételének szerepe a juhok boróka választásában

A növényevők túlélése szempontjából kulcsfontosságú, hogy meg tudják különböztetni egymástól az egyes növényeket. Az ehető és mérgező fajokat, egyedeket még azok elfogyasztása előtt célszerű megkülönböztetni sajátos szaguk, illetve látványuk alapján. Jelen vizsgálatunk célja az volt, hogy a juhok által rágott és nem rágott bokrok illóolaját kémiaiilag jellemezzük és megismerjük a borókaválasztás háttérében húzódó táplálékválasztási mechanizmusokat.

A vizsgálatban a következő kérdésekre kerestünk választ:

- (1.) Tükrözi-e a juhok differenciális borókarágását a gáz-kromatográfiás (GC) elemzésből származó illóolaj mintázat?
- (2.) Tükrözi-e a juhok differenciális borókarágását az elektronikus-orr elemzésből származó illatmintázat?
- (3.) Melyik terpenoid komponensek lehetnek a felelősek az illatmintázat kialakulásáért?

## 3. vizsgálat

### Az illóolajok szerepe naiv házi nyulak táplálékválasztásában

Forráslimitált élőhelyen vagy táplálékhiányos időszakban a szegényes fajkínálat mellett a növényevők még a magasabb toxintartalmú fajok fogyasztására is rákényszerülhetnek. A növényevők túlélésében nagy szerepet játszik a tápnövények helyes felismerése. A növényevő táplálkozása során folyamatosan mintavételezi a lehetséges tápnövényeket és a minőségük alapján döntést hoz az elfogyasztásukról vagy elkerülésükéről, optimalizálva ezzel a toxin-tápanyag érzékeny egyensúlyát.

A vizsgálatban a következő kérdésekre kerestünk választ:

- (1.) Képesek-e a naiv házi nyulak boróka fajok között és fajon belül különbséget tenni?
- (2.) Mennyire befolyásolja a választásukat a bokrok illatmintázata, valamint az illóolaj-mintázata?
- (3.) Mi befolyásolja a választást: az illóolaj minősége és/vagy a mennyisége?
- (4.) Mekkora az illat alapján történő választás szerepe és ezt mennyire befolyásolja egy korábbi táplálkozással összefüggő tapasztalat?



## 4. vizsgálat

### A közönséges boróka illóolaj-tartalmát befolyásoló tényezők

A közönséges boróka illóolaj-mennyiségétől függően eltérő választ vált ki az őket fogyasztó növényevőkből egyedi és populációs szinten, ezért alkalmas lehet a növényi védekezés hipotéziseinek tesztelésére. Kétlaki szaporodásmódja miatt a nemek között megfigyelhető allokációs különbségek is tanulmányozhatóak a növényi védekezés szemszögéből.

A vizsgálatban a következő kérdésekre kerestünk választ:

- (1.) Milyen kapcsolat található a közönséges boróka illóolaj-tartalma és az életkor, ivar, méret valamint a hajtás vertikális elhelyezkedése között?
- (2.) Befolyásolja-e a közönséges boróka illóolaj-tartalma a boróka pajzstetvekkel való fertőzöttségét?
- (3.) Van-e különbség a porzós és a termős egyedek között a növekedési rátában és a várható maximális életkorban?
- (4.) Van-e különbség a porzós és a termős egyedek ivararányában a különböző legelési nyomással rendelkező populációk között?

## 5. vizsgálat

### A nyúlragás hatásai a borókák körüli gyepe

A Kiskunsági Nemzeti Park területén élő nyáras-borókás mozaikos társulásban megfigyelhető a boróka bokrok körül ritkásabb gyepek, míg a borókáktól távolabb gazdagabb a fűfélék borítása. A gyepek sűrűsége a száraz szerves anyag felhalmozódását eredményezi, ami kedvez a bozóttüzek terjedésének. A borókabokrok körüli homokos „védőzóna” a tűz terjedése ellen hatékony védelmet jelenthet. Jelen vizsgálatunkban három fontos tényezőt vizsgáltunk meg, amelyek akár külön-külön, akár együttesen is felelősek lehetnek a borókák körüli gyepek kiritkulásáért.

A vizsgálatban a következő kérdésekre kerestünk választ:

- (1.) Mitől csökken le bizonyos boróka foltok körül az edényes növény borítottság; a növényevők jelenléte miatt, a fény- és hőmérsékleti sugárzás miatt vagy a boróka bokrok allelopátiás hatása miatt?
- (2.) Hogyan befolyásolják a fent említett hatások a a vegetáció összetételét?

---

# A vizsgálatok bemutatása

## 1. vizsgálat:

### A közönséges boróka illóolajának szerepe a juhok borókarágásában

Markó, G., Gyuricza, V., Bernáth, J., Altbäcker, V., 2008. Essential oil yield and composition reflect browsing damage of Junipers. *Journal of Chemical Ecology* 34, 1545–1552. (IF: 2,327)

## Bevezető

Számos növény tartalmaz másodlagos anyagcseretermékeket (MNA-kat) (Karaman et al., 2001), amelyek károsak lehetnek a növényi kórokozók (Dorman & Deans, 2000) vagy akár a növényevők számára (Freeland & Janzen, 1974; Miller et al., 2005). Az MNA-k hatása a növényevőkre függ azok egyéni érzékenységétől és méregtelenítő képességüktől (Freeland & Janzen, 1974; Miller et al., 2005; Iason & Villalba, 2006), amit az MNA-k teljes mennyisége és minősége egyaránt befolyásolhat (Villalba & Provenza, 2005). Az MNA-k változatos összetételűek és mennyiségűek lehetnek, élőhelyenként és szezonálisan (Vourc'h et al., 2001; Gomez et al., 2003) vagy akár egyedenként is nagy különbségeket mutathatnak (Miller et al., 2005). Egy klasszikus ökológiai tankönyvi példa szerint a nyírfa (*Betula pendula*) csersav koncentrációja nem csak a fa növekedése során emelkedett, hanem a havasi nyúl (*Lepus americanus*) rágása miatt is (Haukioja & Neuvonen, 1985).

A növényevők rágási hatása függ a növényevők faji összetételétől és a denzitásuktól is (Mysterud, 2006). Mind a növényevők egyedsűrűsége, mind a növényi sérülés lehet élőhely-specifikus is, de ez változhat térben vagy szezonálisan egyaránt. A nagytermetű növényevő emlősök vegetációra gyakorolt hatásának legszembevetőbb formája a túllegeltetett vegetáció látványa vagy az állattartó karámok körül megjelenő növénymentes zóna (Wezel & Bender, 2004). Nagyobb léptékben a tájszintű növényi károsodás mértéke erősen összefügg a növényevők sűrűségével (Tsujino & Yumoto, 2004). Amennyiben a növényevők egy meghatározott mozaikos foltot választanak búvó- vagy élőhelyül és onnan járnak tömegesen táplálkozni, akkor a legközelebb lévő növények fogják a jelentősebb kárt elszenvedni. Kisebb léptékű mozaikosság esetén hasonló figyelhető meg a borókás foltokban élő nyulak és a borókát körülvevő füves vegetáció esetében is (Villafuerte & Moreno, 1997).

Egy korábbi vizsgálatban a magyarországi homoki nyáras-borókás társulásokat vizsgálták, amelyből kiderült, hogy a vegetációs különbségeért részben a helyi növényevők szezonálisan változó rágása felelős (Kertész et al., 1993). A homoki nyáras-borókások legfontosabb vegetáció formáló növényevője az üregi nyúl (*Oryctolagus cuniculus*) és a házi juh (*Ovis aries*) (Katona & Altbäcker, 2002), azonban e két faj borókarágási szokása eltérő az egyes borókás élőhelyeken, habár mindkét faj megtalálható mindhárom korábban vizsgált területen. A bugaci borókásban kizárólag az üregi nyúl fogyasztja a közönséges borókát (*Juniperus communis*) és az is csak a téli időszakra korlátozódik (Mátrai et al., 1998). Orgoványban a borókát csak a juhok eszik, míg a bócsai borókásban egyik faj sem fogyasztja ezt a növényt. A borókások körül elhelyezkedő tanyákon juhokkal legeltető állattartást végeztek úgy, hogy az éjszakát az állatok a karámokban töltötték és reggel onnan hajtották ki őket legelni. A borókások alacsony produktivitású füves vegetációja a tavaszi és az őszi időszakban gazdagabb táplálékforrást kínál, ami miatt a pásztorok akár a borókás közepéig is beterelték legelni az állataikat.

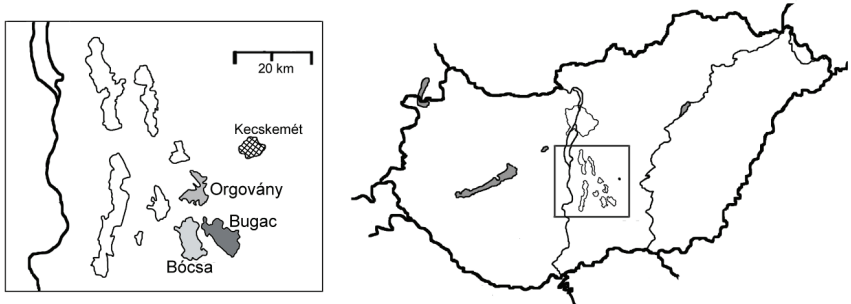
A borókásokban történő legeltetést 2001-ben a Kiskunsági Nemzeti Park (KNP) megtiltotta a gazdák számára az élőhely védelme érdekében. Mind a tájhasználatban történt változások, mind pedig a nyúlpopuláció összeomlása (Katona et al., 2004) egyaránt a borókák rágásának lecsökkenését okozták. Mivel a boróka bokrok regenerálódó képessége lassú (Ward, 1982), ezért lehetőségünk nyílt a különböző mértékben fogyasztott borókák illóolajának mennyiségi és minőségi összehasonlítására anélkül, hogy a sérült ágakban indukált növényi anyagcsere válasz befolyásolná az eredményeinket (Nagy et al., 2000; Miller et al., 2005). Feltételezve, hogy a jelenleg látható rágottság még tartalmazza a korábbi időszak rágási nyomását, leírtuk a morfológiai és kémiai komponensek térbeli és időbeli mintázatát.

A következő hipotéziseket teszteltük: (1.) a boróka bokrok rágottsága összefügg-e az illóolaj-tartalommal; (2.) az illóolaj-tartalom szezononként változik-e a rágási nyomásnak megfelelően; (3.) a nagyon rágott illetve a nem rágott borókák kémiai összetétele eltér-e egymástól; (4.) ha a rágottság mértéke utal a növényevők jelenlétére, akkor kimutatható-e különbség az egyes részterületek rágottságában. Az eloszlás mintázata utal a növényevő típusára: ha a juhok a felelősek a rágottságért, akkor a borókások közepén várjuk a legalacsonyabb rágást, míg ha a nyulak, akkor az ellenkező mintázatot várjuk; (5.) a boróka populáció koreloszlása tükrözi-e a helyspecifikus rágási nyomást?

## Anyag és módszer

### Vizsgált terület

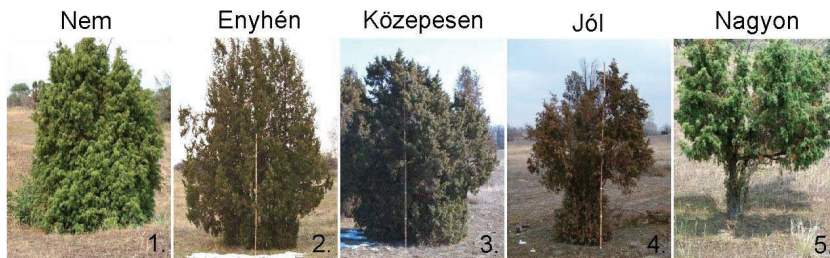
A terepi mintagyűjtéseket a KNP borókásaiban végeztük el (**3. Fotó, 4. Fotó**). A nyáras-borókás társulásban a boróka bokrok foltszerűen, mozaikosan váltakoznak a közöttük található nyílt, olykor fűsivatagi vegetációra emlékeztető homokpusztai gyeppel (Kertész et al., 1993). A vizsgálat helyszínéül a rágottság és az illóolaj szezonális kapcsolatának feltérképezéséhez az Orgovány (46°47'30"N; 19°27'34"E) falu közelében elterülő borókást választottuk. A borókapopulációk koreloszlásának összehasonlításához az orgoványin kívül még két további eltérő rágási tradíciókkal rendelkező területet választottuk ki: az egyik a bugaci borókás (46°38'58"N; 19°36'38"E), a másik a bócsai (46°38'56"N; 19°27'31"E) állomány volt.



**1.1 ábra** A vizsgálati helyszíneink (Orgovány, Bugac és Bócsa) elhelyezkedése a Kiskunsági Nemzeti Park területén, Közép-Magyarországon.

### A rágottsági kategóriák meghatározása

A rágottság és az illóolaj lehetséges kapcsolatait a KNP orgoványi borókásában vizsgáltuk (**1.1 ábra**). A bokrok rágottságának mértékét a talajfelszíntől számított alsó 1 méteres szakaszból állapítottuk meg, attól függően, hogy mekkora lombréteg hiányzott belőle. A bokrokat az alábbi 5 rágottsági kategóriába osztottuk be (**1.2 ábra**): 1. „nem rágott” (0–20 %), 2. „enyhén rágott” (21–40 %), 3. „közepesen rágott” (41–60 %), 4. „jól rágott” (61–80 %), és 5. „nagyon rágott” (81–100 %).



**1.2 ábra** A boróka bokrok rágottságának osztályozása az alábbi kategóriák szerint történt: 1. Nem rágott (rágottság mértéke: 0–20%); 2. Enyhén rágott (21–40%); 3. Közepesen rágott (41–60%); 4. Jól rágott (61–80%) és 5. Nagyon rágott (81–100%).

### *Illóolaj-tartalom szezonális mintázata*

Az orgoványi borókásnak a juhodályhoz közeli területéről véletlenszerűen kiválasztottunk egymással nem szomszédos bokrokat ( $N = 10-10$ , rágottsági osztályonként 2–2 egyed) mintagyűjtés céljából. A bokrok kiválasztásánál ügyeltünk arra, hogy a bokrok magasságukban (2–2,5m) és az ivarukban (termős) ne térjen el egymástól. Így már a mintavétellel megpróbáltuk a magasság, az életkor és az ivar okozta lehetséges befolyásoló tényezőket kiküszöbölni. A növényi minták a juhok által elérhető rágási magasságából (kb.: 0,5–1m) származtak.

A kijelölt bokrokról a mintavételt minden évszakban megismételtük (nyári: 2003 július 9., őszi: 2003 október 29., téli: 2004 február 01., tavaszi: 2004 május 02.). Az egyes minták 10–12cm-es, újonnan nőtt, rágatlan hajtásokból álltak, amelyek mintánkénti teljes tömege 100–120g volt. A mintavétel után a növényi anyagot jól záródó műanyag zacskókba helyeztük és a szállítás során hűtve (5°C) tároltuk. Ezt követően a mintákat  $37 \pm 3^\circ\text{C}$ -on szárító szekrényben (Memmert U) tömegállandóságig szárítottuk.

Az illóolaj lepárlása, a növény szárazanyag-tartalmának mérése és az illóolaj-tartalom meghatározása a VII. Magyar Gyógyszerkönyv (Végh, 1986) leírása szerint történt. A hajtásokat a tobozbogyók eltávolítása után 2–3cm-es nagyságúra aprítottuk és 30–50g mintából Clevenger vízgőz-desztilláló segítségével kinyertük az illóolajat, amit század milliliter pontossággal határoztunk meg. A lepárlás a víz felforrásától számítva 90 percig tartott. Az egyes mintákból származó illóolajat parafa dugóval lezárt, egyedileg jelölt üvegcémsövekben  $5^\circ\text{C}$ -on tároltuk. A borókahajtás illóolajtartalmát a  $105^\circ\text{C}$ -on, 3 órán keresztül szárított növényi rész 100 grammjára vonatkoztattuk (továbbiakban: 100g sz.a.) és milliliterben fejeztük ki, két tizedes pontossággal. A tömegkülönbség meghatározása ezred gramm pontossággal történt Kern 410 analitikai mérleg segítségével.

Az illóolaj-mennyiségi adatokat kétszemponτος ismételt méréses varianciaanalízissel (ANOVA-val) értékeltük ki úgy, hogy a modellben fix faktorként szerepelt a rágottság és az évszak. Az egyes csoportok közötti kontrasztok felderítéséhez Duncan-féle post-hoc tesztet használtunk.

### ***Az erősen rágott és a nem rágott bokrok illóolaj-összetételének GC vizsgálata***

A mintavételt a már említett orgoványi területről ismételtük meg. A bokrok ( $N = 20$ ) kijelölésénél a korábban már említett szempontokat vettük figyelembe. A mintavételben csak annyi volt a különbség az előzőekhez képest, hogy ebben a vizsgálatban a bokor minden részéről egyenletesen szedtük a növényi anyagot és nem korlátozódott kizárólag a juhok rágási magasságára. Azt reméltük, hogy így átfogóbb képet kaphatunk a bokrok egyedi minőségéről. A minták további kezelése, illetve az illóolaj lepárlása megegyezett a korábbi vizsgálatban leírtakkal.

Az illóolajok kémiai összetételét Shimadzu GC-14B kapillár-kolonnás, lángionizációs (FID) gázkromatográfiás készülékkel állapítottuk meg. Az alábbi beállításokat alkalmaztuk a mérés során: a vivőgáz nagy tisztaságú nitrogén volt ( $1\text{ ml min}^{-1}$ ) 75:1 splitter aránnyal, a kolonna mérete  $30\text{ m} \times 0,25\text{ mm ID} \times 0,25\text{ }\mu\text{m}$  volt, SE-30 megosztó folyadékfilmmel. A programozott kolonna tér hőmérséklete az alábbiak szerint történt:  $110^\circ\text{C}$  (3min)  $8^\circ\text{C min}^{-1}$  fűtési sebességgel,  $220^\circ\text{C}$  (5min), 21,75 perces analízis idővel, az IB  $220^\circ\text{C}$ -on, és a detekció  $250^\circ\text{C}$ -on történt. A detekciós lánghoz a hidrogént generátorral, vízbontás segítségével, míg a levegőt kompresszorral állítottuk elő. A GC-készülék számítógéppel vezérelt, a működtetést a Shimadzu Class VP Chromatography Data System (Shimadzu, Japán) vezérli. A komponensek azonosítását részben Carl Roth-féle (Karlsruhe, Németország) GC-standardok segítségével, számos más esetben csúcs addíciós módszerrel végeztük el. Az illóolaj komponensek mennyiségi meghatározását belső normalizációs módszerrel kaptuk meg a csúcs alatti területek intenzitása alapján (Novák et al., 2001, 2003).

Az erősen rágott és a nem rágott bokrok illóolaj-összetételét Student t-teszttel elemeztük, az egyes komponensek esetében, ahol szükség volt Welch-korrekciót alkalmaztunk.

### ***A juhok rágási nyomása a boróka állományra***

A rágottság térbeli eloszlását az orgoványi borókásban vizsgáltuk (1.1 ábra). A nemzeti park területén a juhokkal történő hagyományos legeltetési állattartást korlátozták, így a borókás körül élő állattartók a vizsgálatunkat megelőző évben már nem terelhetők be a nyájukat a borókások belsejébe, legfeljebb a szélén lévő füves területeken legeltethettek. A bokrok rágottságának mértékéből, illetve az arra utaló jelek térbeli eloszlásából próbáltunk következtetni,

hogyan a növényevők jelenléte és hatása a borókás közepében vagy annak peremterületén a legjellemzőbb. Az állomány szélétől a borókás középpontjáig húzott transekt mentén három, egymástól egyenlő távolságra lévő, közel 100m-es átmérővel rendelkező, kör alakú mintaterületet jelöltünk ki. A részterületek középpontjából kiindulva spirális mintavétellel osztályoztuk 100–100 bokor rágottságát. A spirális mintavételi módszer azért volt indokolt, mert a borókásokban lévő bokrok denzitása erősen heterogén szerkezetű. Így az egyes részterületek mérete elsősorban az egyenlő elemszámtól függ és nem az egyes részterületek nagyságától. Ha a bokrok rágottságáért a juhok a felelősek, akkor azt várjuk, hogy a borókás belseje felé csökkenő trendet kapunk a bokrok rágottságában, ha a nyulak, akkor növekvőt. Amennyiben mind a borókás közepén, mind a szélén magas a rágott bokrok aránya, akkor mindkét faj jelenléte egyaránt jelentős.

Az adatok elemzését Mantel-Haenszel  $\chi^2$ -tesztel végeztük el.

#### *A rágási szokások hosszútávú következményei*

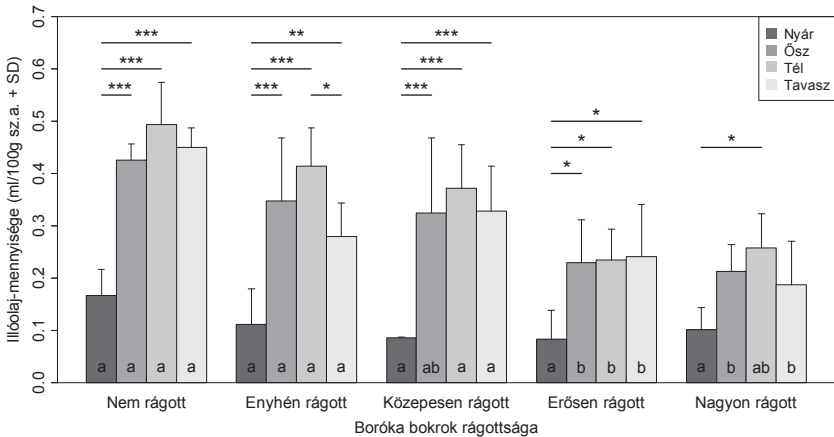
A borókabokrok koreloszlását, mint a borókarágás hosszútávú hatásait a KNP három különálló és egymástól teljesen izolált borókaállományában vizsgáltuk meg (Bugac: 46°38'58"N, 19°36'39"E; Bócsa 46°38'56"N, K19°27'31"E és Orgovány: 46°47'30"N, K19°27'34"E). Az adat felvételezést 2003. május végén végeztük el. Az egyes területek 1:1000 léptékű légi fotóján véletlenszerűen kiválasztottuk a mintavételi helyek (N = 15, területenként 5–5) középpontját és spirális mintavétellel megmértük a borókák (N = 1500, mintavételi helyenként 100–100) törzsátmérőjét. A borókák kormeghatározásához Ward (1982) munkáját követtük. A törzsátmérőt a talajtól számított 10cm-es magasságban mértük le (MEBA, Horvátország), tized milliméteres pontossággal. A bokrok kormeghatározásának kalibrációjához a korábbi erdőtüz során elpusztult, és a KNP által már régebben kivágott bokrok tönkjeit használtuk fel. Különböző vastagságú törzsek és ágak (1–150mm) csiszolt keresztmetszeti korongjait (N = 10) használtuk fel arra, hogy ezek felületén az évgűrűket megszámlálva megállapítsuk a borókák életkorát. A csiszolatokból származó adatokra illesztett regressziós egyenes segítségével becsültük meg az adott egyed életkorát a törzsátmérője segítségével.

A három helyszínről származó egyedek korát kétszemponos ismételt mérés ANOVA segítségével elemeztük ki. A modellben fix faktorként szerepeltek a helyszín illetve az egyes életkor kategóriák. Duncan post-hoc tesztet használtunk a korcsoportok közötti különbségek kiderítésére.

## Eredmények

### *Illóolaj-tartalom szezonális mintázata*

A rágottság és az illóolaj-tartalom illetve annak szezonális ingadozása között szignifikáns kapcsolatot találtunk (1.3 ábra). Az elemzés szerint szignifikáns hatása volt a rágottságnak ( $F_{4,5} = 5,636$ ;  $p = 0,027$ ), illetve az évszakok hatásának ( $F_{3,15} = 48,242$ ;  $p < 0,001$ ), míg a két hatás interakciójának nem volt kimutatható hatása ( $F_{12,15} = 1,701$ ;  $p = 0,164$ ). A rágottság mértéke fordított arányban állt az illóolaj mennyiségével. Az illóolaj-tartalom szezonális mintázatában azt találtuk, hogy nyáron volt a legalacsonyabb a többi évszakhoz képest. Az eredmények azt mutatják, hogy hasonló szezonális hatások figyelhetők meg minden egyes rágási osztályban.

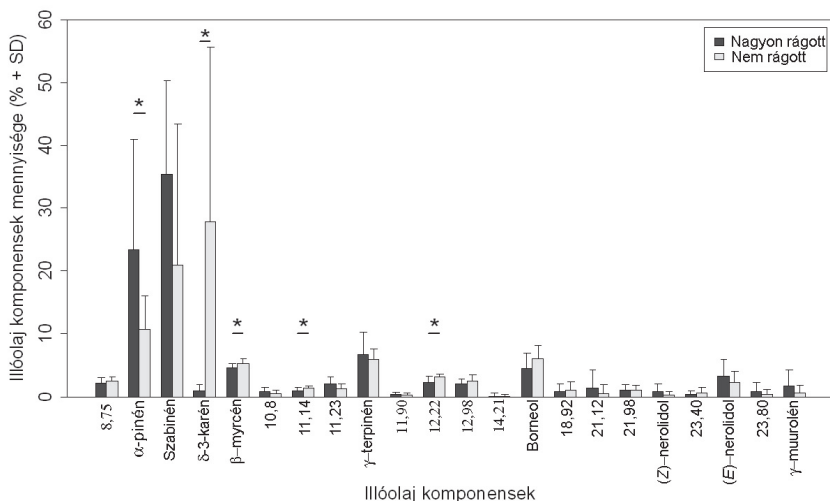


**1.3 ábra** A különbözően rágott boróka bokrok illóolaj-tartalmának évszakos mintázata. A rágottsági kategóriák közötti összehasonlítások szignifikáns különbségeit különböző betűk jelzik, míg a csoporton belüli szignifikáns különbségeket csillagokkal jelöltük (\* –  $p < 0,05$ ; \*\* –  $p < 0,01$ ; \*\*\* –  $p < 0,001$ ).



**Az erősen rágott és a nem rágott bokrok illóolaj-összetételének GC vizsgálata**

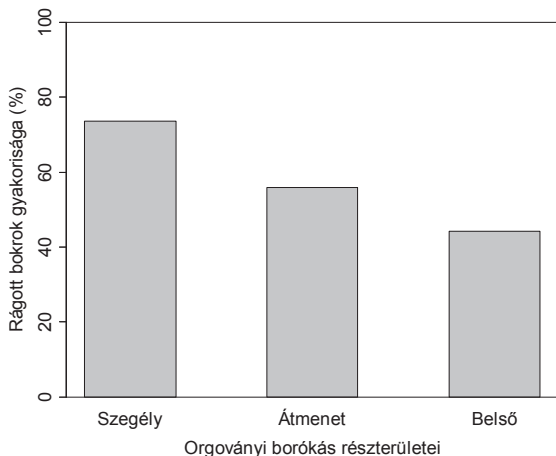
A statisztikai elemzés során az alábbi szignifikáns különbségeket találtuk (1.4 ábra):  $\alpha$ -pinén ( $t_{10} = 2,187$ ;  $p = 0,05$ );  $\delta$ -3-karén ( $t_9 = 3,061$ ;  $p = 0,01$ );  $\beta$ -myrcén ( $t_{17} = 2,111$ ;  $p = 0,04$ ); és jelen volt még további két beazonosítatlan komponens, amelyeknél csak a retenciós idejüket adtuk meg TR<sub>11,14</sub> ( $t_{12} = 2,488$ ;  $p = 0,02$ ); és TR<sub>12,22</sub> ( $t_{12} = 2,405$ ;  $p = 0,03$ ). Néhány komponens – ilyen volt a  $\delta$ -3-karén és  $\beta$ -myrcén is – alacsonyabb koncentrációt mutatott a rágott bokrokban, mint a rágtatlanokban, míg más összetevőknél, például az  $\alpha$ -pinén esetében pont fordított volt a helyzet.



**1.4 ábra** Az orgoványi populációból származó erősen rágott és a nem rágott boróka bokrok (N = 10–10) illóolajainak minőségi elemzése gáz-kromatográfia segítségével. Az oszlopok az egyes csoportok komponenseinek átlagát ábrázolják a szórással. A csillagok (\*) a csoportok közötti szignifikáns eltérést jelzik ( $p < 0,05$ ).

### A juhok rágási nyomása a boróka állománya

A rágott bokrok gyakoriságát három különböző rágási nyomásnak kitett helyen mértük (**1.5 ábra**). Az erősen rágott bokrok aránya szignifikánsan csökkent a boróka erdő belseje felé (Mantel-Haenszel teszt:  $\chi^2_2 = 46,143$ ;  $p < 0,001$ ). A bokrok többsége a korábban használatos juhkarámok közelében volt megrágva. Ezzel szemben a borókás belsejében nem találtunk ilyen mértékű rágottságot, ami arra utalhat, hogy az üreginyúl boróka fogyasztása elhanyagolható szerepet tölt be az orgoványi borókásban, a rágottságért elsősorban a juhok a felelősek.

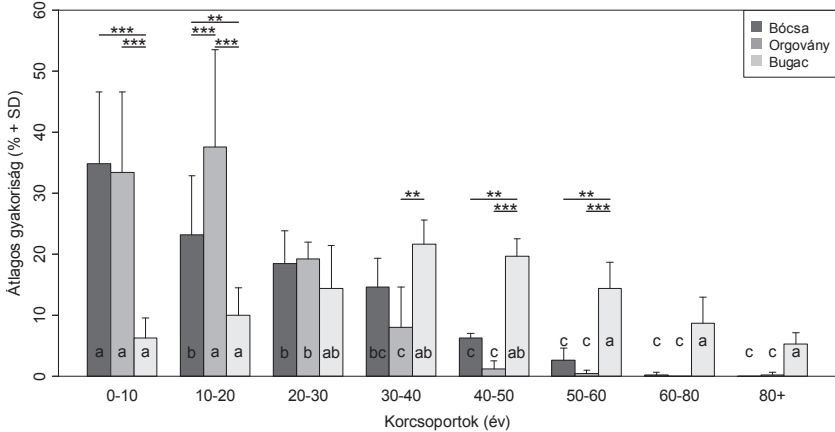


1.5 ábra Az orgoványi populáció rágott borókáinak térbeli eloszlása a borókás szélétől kezdődő transzekt mentén egészen a borókás belsejéig. Az oszlopok a rágott boróka bokrok gyakoriságát mutatják be.

### A borókarágás hosszútávú következményei

A boróka törzsvastagsága és a bokor kora között lineáris kapcsolatot találtunk ( $R^2 = 0,87$ ;  $p < 0,001$ ), így a regressziós egyenesünk ( $y = 0,386x + 4,97$ ) segítségével a törzsmérő ismeretében meg tudtuk becsülni az adott bokor életkorát (**1.6 ábra**). Kétszemponatos ismételten mérés ANOVA segítségével hasonlítottuk össze az egyes korcsoportok gyakoriságát az élőhelyek között, majd a korcsoporton belüli mintázatot Duncan post-hoc teszttel elemeztük tovább. Szignifikáns különbséget kaptunk a koreloszlásban a különböző területek között ( $F_{2,12} = 0,417$ ;  $p < 0,0001$ ), a korcsoportok között ( $F_{7,84} = 0,279$ ;  $p < 0,0001$ ) illetve ezek interakciójában ( $F_{14,84} = 0,112$ ,  $p < 0,0001$ ) is. Korcsoporton belüli kontrasztok elemzése alapján megállapítható, hogy a bugaci borókás különbözik a másik két boróka populációtól. A bugaci állományban igen kevés volt a fiatal (0–20 éves korosztály) egyedek aránya a másik két állományhoz képest, öregedő populáció

képét mutatta. Ezzel szemben a bócsai, illetve az orgoványi állomány koreloszlása lineárisan csökken. A korosztályok gyakorisága az öregedéssel csökken, így stabil populáció képét adja.



**1.6 ábra** A Kiskunsági Nemzeti Park három borókásának *J. communis* populációinak koreloszlása. Az egyes oszlopok a területenkénti adott korosztálynak megfelelő átlagos egyedszámot (+SD) mutatják százalékban kifejezve. A korcsoprtok közötti szignifikáns különbségeket különböző betűk jelzik, míg a populációk közötti különbségeket csillaggal jelöltük (\* –  $p < 0,05$ ; \*\* –  $p < 0,01$ ; \*\*\* –  $p < 0,001$ ).

## Értékelés

Vizsgálatunkban azt feltételeztük, hogy a magyarországi nyáras-borókás társulásokban a szelektív növényevők jelenléte mind populációk között, mind szezonálisan tükrözi majd a növényi kártételt, a rágottságot. Összefüggést kerestünk a borókák rágottságának mértéke és a növényekben található illóolaj koncentrációja, illetve annak szezonális változása között. Az MNA-k mennyiségi és minőségi változása védekező válasz lehet a növényi kártételre illetve a növényevők denzitására (Tsujino & Yumoto, 2004). A növény-növényevő interakciókban növényi védekezés hipotéziseinek predikciója szerint a megnövekedett rágási nyomásra a növények kémiai védelemmel illetve az MNA-k összetételének változásával reagálnak (pl.: Paré & Tumlinson, 1996; Trapp & Croteau, 2001; Földt et al., 2003; Stamp, 2003; Miller et al., 2005).

A borókás belseje felé egy csökkenő rágási intenzitást tapasztaltunk, amelynek okozói egyértelműen a juhok lehetnek, ugyanis a karámok körüli borókák rágottságának mértéke volt a

legmagasabb, viszont nyúl borókarágására utaló jeleket nem találtunk (1.5 ábra). Ezzel szemben Bugacon, ahol a nyulak rágták a borókát, a rágottság más térbeli eloszlást mutatott. A borókás belsejébe koncentrálódott a rágási nyomás, mert a nyulak inkább a búvóhelyükhöz közel táplálkoznak, elkerülve a nyílt területeket (Moreno et al., 1996).

A borókabokrok illóolaj-tartalma fordított arányban állt a bokrok rágottságával (1.3 ábra), a legrágottabb bokrok tartalmazták a legkevesebb illóolajat és fordítva. Ezek szerint az illóolaj-mennyiségi különbségek lehetnek a fő okai a rágtatlan bokrok elkerülésének, ami összhangban van más vizsgálatok eredményeivel (Schwartz et al., 1980a; Riddle et al., 1996; Provenza et al., 2003; Rogosic et al., 2006a). Az illóolaj-tartalom szezonális dinamikáját is sikerült kimutatnunk. Az egyes évszakonkénti mintavételeknél azt találtuk, hogy a többi évszakhoz képest a nyári időszakban volt a legalacsonyabb a borókák illóolaj-tartalma. A hagyományos legeltetési rendszer szerint a juhok csak a tavaszi és őszi időszakban legelhettek a borókásokban, míg a nyulak hullaték-vizsgálatai szerint ez a faj elsősorban a téli táplálékhiányos időszakban fogyasztotta a borókát (Mátrai et al., 1998). Hasonló eredményt kaptak más legeléssel kapcsolatos vizsgálatokban is, ahol a juhok boróka fogyasztása csak télen jelentkezett, amikor amúgy is kevés volt az alternatív táplálék (Fitter & Jennings, 1975). Mivel a domináns növényevők a vizsgálatok elvégzésekor már nem voltak jelen az adott élőhelyen, ezért az illóolaj-tartalomban jelentkező különbségeket elsősorban a szezonális változások okozhatják és nem az indukált növényi védekezés. Az MNA-k termelésében jelentkező egyéni különbségek okozhatják a különböző szintű rágottságot, és ez a különbség a vizsgálatunk mintavételéig megfigyelhető a lassan növekedő boróka bokrokon. Az MNA-k szezonális termelése összefügghet a növényevők rágásával.

Számos nyitvatermőnél ismert az illóolaj-termelés szezonális ingadozása (Nerg et al., 1994; Riddle et al., 1996). Hozzánk hasonlóan, más kutatók is erős szezonális hatásról számoltak be az illóolaj-mennyiségét illetően más boróka fajoknál. *J. ashei* és a *J. pinchottii* boróka fajok leveleiben a legmagasabb koncentrációt a téli és a tavaszi hónapokban (januártól májusig) mérték, míg a legalacsonyabb értékeket a nyári és őszi hónapokban kapták (Owens et al., 1998). Ez az ingadozás szinkronban volt a kecskék táplálkozásának intenzitásával, tehát az évnek abban a periódusában mérték a legmagasabb illóolaj-tartalmat, amikor a legnagyobb volt a kecskék rágási intenzitása (Riddle et al., 1996). Illékony terpenoidok termelése (pl.: monoterpének és szeszkviterpének) akkor fokozódhat a tápnövényben, amikor a növényevők intenzíven fogyasztják őket (Arimura et al., 2005). Ez a kémiai védekező mechanizmus jól ismert a nyitvatermőkben (Trapp & Croteau, 2001; Martin et al., 2003; McKay et al., 2003; Miller et al., 2005).

A borókabokrok rágottsága nem csak az illóolaj-mennyiségével, hanem annak minőségével is összefüggött. Bizonyos kémiai komponensek szintén hozzájárulhatnak a rágás csökkentéséhez,

akárcsak a rágott bokrok esetében a magas illóolaj mennyisége (1.4 ábra), hasonlóan más nyitvatermő fajokhoz (Vourc'h et al., 2001; Vourc'h et al., 2002). Jelen vizsgálatunkban, a boróka leggyakoribb illóolaj komponense az  $\alpha$ -pinén és a szabinén volt, amelyek sokkal nagyobb koncentrációban voltak jelen a rágott bokrokban, mint a nem rágottakban. Érdemes megjegyezni, hogy azoknál az egyedeknél volt alacsony az  $\alpha$ -pinén koncentráció és magas a  $\delta$ -3-karén, a  $\beta$ -myrcén illetve a borneol, ahol az illóolaj koncentrációja eleve magasabb volt. A juhok elkerülik azt az illatú táplálékot, amelyiket  $\alpha$ -pinénnel vagy más illóolaj keverékkel már kezelték (Narjisse et al., 1996). Más kísérleti kontextusban pedig lecsökkent a bányók táplálkozása, amikor azok különböző monoterpénekkel (kámmal és  $\alpha$ -pinénnel) voltak szagosítva (Estell et al., 2005). Azokon a területeken, ahol a sitka őszvérszarvas (*Odocoileus hemionus sitkensis*) erős és szelektív rágási nyomást produkált, ott a megmaradt túlélő egyedek magoncainak magas volt a kémiai védekezésre fordított MNA-k koncentrációja (Vourc'h et al., 2001). A mi vizsgálati területünkhöz hasonlóan más félsivatagi környezetben is figyelemre méltóan nagy a monoterpénekben gazdag, aromás növények aránya, ami feltételezhetően azért alakult ki, hogy kémiai védelmet nyújtson a helyi növényevőkkel szemben (Carpenter et al., 1979). Orgóványban közel tízszeres volt a  $\delta$ -3-karén koncentráció a nem rágott borókákban a rágottakéhoz képest.

Ugyanakkor a kép nem volt teljesen egyértelmű az MNA-k és hatásaikkal kapcsolatban. Bizonyos monoterpének pozitívan (pl.: cymén), míg mások negatívan (pl.:  $\alpha$ -pinén, szabinén,  $\beta$ -pinén, myrcén, terpeneol) korrelálnak a kecskék borókafogyasztásával (Riddle et al., 1996). Erős elkerülő viselkedést tapasztaltak a sitka őszvérszarvasnál is, amikor magas  $\alpha$ -pinén, myrcén és szabinén koncentrációjú bokrokkal találkozott (Vourc'h et al., 2002). Az óriás tuja (*Thuja plicata*) növényevők elleni védekezése úgy alkalmazkodott a fokozott legelési nyomás ellen, hogy a növényevők denzitásától függően megnövekedett a bokrok illóolaj-tartalma valamint változott annak minősége is (Vourc'h et al., 2001). A füles amerikai szarvas (*Odocoileus hemionus*) borókarágásánál arra figyeltek fel, hogy a rágottság fordított arányban áll az illóolaj-tartalommal (Schwartz et al., 1980a). A jelenség hátterében az illóolaj oxigenált-monoterpén és szeszkviterpén frakciói álltak. Bizonyos mennyiségű táplálék felvétele után ezek az anyagok elérték egy olyan koncentrációt, ami felett már gátolták a szarvas bendőjében zajló mikrobiológiai folyamatokat (Schwartz et al., 1980b). Egy növény számos egyéb MNA-t is tartalmaz, amelyek együttes hatásai rendkívül változatosak lehetnek és ezek interakcióival együtt is már meglehetősen komplex képet mutatnak. A táplálékfelvétel szempontjából nem kizárólag az MNA-k mennyiségének van szerepe, hanem fontos az egyes komponensek minősége is (Welch et al., 1983). Ezek az eredmények arra utalnak, hogy mivel az illóolaj komponensei komplex keveréket alkotnak, ezért nem kizárólag egy

komponens koncentrációja fogja megszabni a növény kémiai védelmét, hanem a keverékek együttes, integrált hatása (Freeland et al., 1985).

Az élőhelyi viszonyok, a szezonális táplálkozási szokások és a boróka egyedi minősége egyaránt meghatározó volt a borókafogasztás szempontjából. Az ebből eredő különbségek fakadhatnak a növényi toxicitásból, az állatok táplálkozásra adott válaszaiból illetve ezek interakcióiból (Iason & Villalba, 2006). Számos példa található az irodalomban arra, hogy a mérgező MNA-k élettani hatásait az állatok hogyan képesek mérsékelni vagy megszüntetni. Bizonyos növényevő emlős (pl.: kecske és juh) esetében a tanulás játszik nagyobb szerepet, ugyanis előzetes tapasztalatok révén felismerik a csersav tartalmú növényeket, és elkerülik azokat (Provenza, 1995), vagy egy adott táplálék kínálatból kiválasztják a legkevésbé mérgezőket (Launchbaugh et al., 2001). Ez az előzetes tapasztalatszerzés már az anyaméhben belül is megtörténhet juhoknál (Simitzis et al., 2008) vagy akár az embernél is (Schaal et al., 2000). Hasonló jelenséget írtak le fogságban nevelt naiv nyulakon is, ahol az utódok csak akkor fogasztottak nagyobb mennyiségű kakukkfűvet (*Thymus vulgaris*), amikor az anyjuk a vemhesség ideje alatt kakukkfűvet fogyasztott (Altbäcker et al., 1995). A bugaci nyulak egyik fő nyári tápláléka a kakukkfű volt (Mátrai et al., 1998) pont akkor, amikor általában a legmagasabb annak illóolaj-tartalma (Badi et al., 2004). A nyulak mind egyedi, mind szociális tanulás révén állítják be a táplálékuk összetételét (Bilkó et al., 1994).

Számos generalista gerincesnél megfigyelhető, hogy a vegyes táplálék összetétellel bizonyos MNA-k felhalmozódását el tudják kerülni és növelni tudják a táplálékbevitel mennyiségét (Marsh et al., 2006), ezáltal optimalizálhatnak az energia és a mérgeanyag felvétel között (Bryant et al., 1985; Bryant et al., 1992; Provenza et al., 2003). A generalisták méregtelenítő rendszere kevésbé alkalmazkodott az ökológiai kényszerekhez, mint a specialista fajok, így a generalista *Neotoma albigula* sokkal kevésbé tudja hasznosítani a magas terpéntartalmú *Juniperus monosperma* leveleit, mint a vele közeli rokon specialista párja (*Neotoma stephensi*) (Dearing et al., 2000). A növényevők optimalizáló, mérgező növény elkerülő viselkedése hosszútávon azt fogja eredményezni, hogy a lehetséges kínálatban az átlagnál magasabb vagy hatékonyabb MNA-kal rendelkező bokrok nagyobb kémiai védelemmel fognak rendelkezni (Bryant et al., 1985), amit a fitnessük is tükrözni fog (Snyder, 1992).

A borókák koreloszlásában megjelenő éles különbségek forrása az egyes élőhelyeken élő helyi növényevők faji összetétele és az ebből fakadó, fajra jellemző táplálkozási szokások lehetnek. Az üregi nyúl táplálkozási szokásai a fiatal bokrok magas mortalitását eredményezték Bugacon (Mátrai et al., 1998), ez a borókák koreloszlásában határozottan megjelenik (**1.6 ábra**). A juhok orgoványi tevékenysége látszólag nem volt hatással a borókák mortalitására, mert a

koreloszlása a bócsai koreloszlással mutatott hasonló mintázatot, ahol pedig sem juh sem nyúl nem fogyasztotta a borókát. E szerint a faji különbségekből fakadó táplálkozási szokások kulcsfontosságúak a borókák szempontjából. A juhok elsősorban a borókákkal körbevett homokpuszta gyepeket legelik és csak akkor kezdenek el borókát fogyasztani, amikor a gyepterővényzete már nem nyújt nekik elegendő táplálékot. Az akár több méter magasra is megnövő borókák oldalágainak időszakos lerágása csak a bokor alakját befolyásolja, de nem okozza a boróka pusztulását. A juhokkal szemben az üregi nyulak a borókabokor nyújtotta búvóhelyükhöz minél közelebb próbálnak meg táplálkozni. Így elpusztítják a bokrok alsó ágait, módosítva ezzel a bokor morfológiáját és leráganak minden közelükben lévő, apróbb termetű fiatal boróka bokrot is (Mátrai et al., 1998). Egy másik legeltetési vizsgálatban is azt kapták, hogy a nyúl és a juhok jelenléte drasztikusan befolyásolta a boróka magoncok túlélését, elősegítve ezzel a populáció elöregedését (Fitter & Jennings, 1975). A boróka állomány folyamatos megújulása érdekében különösen fontos a magoncok túlélése, mert csak az idős példányok tudnak jelentős mennyiségű életképes magot hozni (Ward, 2007). Feltehetően ilyen hosszútávon felhalmozódó hatásoknak volt kitéve a mára már öregedő félben lévő bugaci boróka állomány is.

A továbbiakban szeretnénk megvizsgálni a táplálékválasztás háttérmechanizmusát, hogy vajon hogyan tesznek az állatok különbséget a borókák illata, valamint illóolaj-összetétele alapján. Későbbi táplálékválasztási tesztek keretében kísérletesen manipulálnánk a táplálék kémiai összetételét, hogy megtudjuk vajon az egyes komponensek vagy komponens csoportok lehetnek-e a felelősek a specifikus választásért? Más munkákhoz hasonlóan (pl.: Dearing et al., 2000; Villalba & Provenza, 2005) mi is kíváncsiak vagyunk, hogy vajon az állatok hogyan reagálnak a különböző kémiai összetételű táplálékokra egyéb alternatív források felajánlása mellett. A növényi kémiai védekezések és a helyi növényevők rágási viselkedése közötti interakciós folyamatok feltárása és megértése egyre inkább sürgetőbbé fog válni, mert a növényevők sokkal nagyobb hatást gyakorolnak a szukcessziós folyamatokra, mintsem azt korábban képzeltük, különösen a fűlisivatagi élőhelyeken (Evans et al., 2006).

## Köszönetnyilvánítás

Köszönjük Németh Istvánnak a terepi munkánkban történő odaadó segítségét és a Kiskunsági Nemzeti Park támogatását a terepi adatgyűjtéseinkhez. Köszönettel tartozunk a két névtelen bírálónknak, akik hasznos észrevételeikkel javították a munka angol nyelvű kéziratát. Ez a munka az OTKA (OTKA T 29703) és a Nemzeti Kutatási és Fejlesztési Alap (NKFP 3B-0008/2002) támogatásával készült.



---

## 2. vizsgálat:

### Az illatok és az illóolajok összetételének szerepe a juhok boróka választásában

Markó, G., Novák, I., Bernáth, J., Altbäcker, V., 2011. Both gas chromatography and an electronic nose reflect chemical polymorphism of juniper shrubs browsed or avoided by sheep. *Journal of Chemical Ecology* 37, 705–713. (IF: 2,486)

## Bevezető

Minden növény termel másodlagos növényi anyagcseretermékeket (MNA-kat) a növényevők elleni kémiai védelem érdekében (Freeland & Janzen, 1974; Miller et al., 2005). Az MNA-k mennyisége és minősége kulcsfontosságú tényezők a növények kémiai védekezésében (Villalba & Provenza, 2005), akárcsak a növényevők érzékenysége és a mérgekkel szembeni védekezőképessége (Freeland & Janzen, 1974; Miller et al., 2005; Iason & Villalba, 2006). A nagyobb mennyiségű mérgező anyagot tartalmazó növények fajlagosan nagyobb biokémiai védelemben részesülnek a növényevőkkel szemben, mint azok az egyedek, amelyeknek ez a rendszere kevésbé működik hatékonyan (Bryant et al., 1985). Ugyanakkor azok az egyedek is előnyt élveznek, amelyek egy új, vagy a növényevők számára még ismeretlen vagy specifikus MNA polimorfizmusú csoporthoz tartoznak (Linhart & Thompson, 1999; Provenza et al., 2003). A kémiai polimorfizmus valójában a különböző kemotípusokban nyilvánul meg. A kemotípusok a hasonló kémiai összetétellel rendelkező egyedeket foglalják magukba, amelyeket általában a domináns összetevőjük szerint neveznek el (Schmidt et al., 2004).

Általában az illóolajoknak erős antibakteriális és antifungális hatásuk van (pl.: Angioni et al., 2003; Filipowicz et al., 2003). Ezek a terpén komponensek repellens hatásúak különböző rovar taxonra is, mint például molylepkékre (Rocchini et al., 2000) vagy akár bogarakra (Wibe et al., 1998). Egy magas illóolaj-tartalmú üröm faj (*Artemisia tridentata*) fogyasztásával a bendőben lévő mikrobiális enzimatis tevékenységek gátlódnak, így a cellulóz bontása is (Nagy & Tengerdy, 1968), következésképpen nagyobb mennyiségben a kérődzőkre nézve ez mérgező (Schwartz et al., 1980a). A füles amerikai szarvas (*Odocoileus hemionus*) és a különböző borókafajok (*Juniperus deppeana*, *J. osteosperma*, *J. scopulorum*) interakcióiban azt figyelték meg, hogy az állatok kevesebb táplálékot ettek azokból a növényekből, amelyeknek relatívan magasabb volt az illóolaj

tartalmuk. Hasonló összefüggést találtak két másik borókafaj (*J. ashei*, *J. pinchotti*) és kecskék (*Capra hircus*) kapcsolatában is (Riddle et al., 1996).

A növényevők túlélése szempontjából kritikus, hogy különbséget tudjanak tenni az egyes fajok között egy mérgező növényekkel gazdagon ellátott élőhelyen (Provenza et al., 1998). A növényevők törekednek elkerülni vagy csökkenteni az MNA-k mérgező hatásait (pl.: Provenza, 1995; Dearing et al., 2000; Duncan et al., 2006; Rogosic et al., 2007) és már a táplálkozás előtt megpróbálják megelőzni az ártalmas következményeket a szaglás illetve a látvány nyújtotta ingerek alapján (Provenza et al., 1992; Provenza, 1996). A házi juhok (*Ovis aries*) képesek a szaguk alapján megkülönböztetni és elkerülni azt a táplálékot, amit korábban általánosan előforduló monoterpénekkel kezeltek (Narjisse et al., 1996). A jelenség általánosabb érvényű lehet, mert hasonló kísérletben a juhokéval egyező eredményt kaptak nőstény gímszarvasnál (*Cervus elaphus*) is (Elliott & Loudon, 1987). Augner munkatársaival (1998) egy későbbi vizsgálatukban azt figyelték meg, hogy a bárányok a gyengébben szagosított táplálékot preferálták, mert az erősebb illatú, aromásabb táplálékhoz magasabb toxintartalmat párosítottak az állatok.

Az aromás növények által termelt illóolaj sok MNA-ból álló, összetett keverék (Bakkali et al., 2008). Ebben a keverékben minden egyes illóolaj komponensnek lehet külön egy-egy specifikus biokémiai vagy toxikológiai hatása az azt elfogyasztó növényevőre (Nagy & Tengerdy, 1968) molekulaszervezettől és/vagy speciális funkciós csoport jelenlététől függően (Schwartz et al., 1980b). Ezek a komponensek szinergista vagy antagonistá kapcsolatban állhatnak egymással (Aparicio et al., 1996; Vokou et al., 2003) befolyásolva ezzel a teljes keverék mérgezőségét. Az összképet még az is bonyolítja, hogy az illóolaj összetétele könnyen változik az egyes élőhelyek között vagy szezonálisan (Riddle et al., 1996; Vourc'h et al., 2001; Gomez et al., 2003) vagy akár az azonos körülmények között élő, egy fajba tartozó egyedek között (Miller et al., 2005).

Adott növényi rész vagy más anyag illatát, ízét elektronikus érzékelő rendszerekkel lemérhetjük, és a kapott értékek mintázatait együttesen ábrázolhatjuk. Az elektronikus-orr néven elterjedt készülékek gyors, objektív és megbízható analitikai eszközök a szagos és illékony összetevők érzékelésére és jellemzésére (El Barbri et al., 2008). Az elektronikus-orr egy olyan készülék, ami az illattal telített levegőt különböző érzékenységu szenzorokkal detektálja. A kapott jel a műszer szoftveres részében feldolgozásra kerül, mindezt referenciául szolgáló kémiai komponensek nélkül. Egészen mostanáig, az elektronikus-ortot arra használták, hogy illékony komponenseket észleljenek és azonosítsanak (Maricou et al., 1998), de alkalmas gyógynövények összetett aromás bélégeinek osztályozására is (Novák et al., 2001; Baby et al., 2005; Seregély & Novák, 2005). Az eszköz használata széleskörűen elterjedt az élelmiszeriparban és a borászatban (Pearce, 1997b), valamint a minőség-ellenőrzés területén (Hobbs et al., 1995; Hogben et al., 2004).

A különböző kémiai anyagok érzékelésénél előfordulhat, hogy különböző komponenseknek mégis hasonló ízük (Legin et al., 2003), illetve illatuk van (Cleland et al., 2002). A táplálkozó állatok nem különálló kémiai komponensekkel találkoznak, hanem azok együttes íz- illetve illatmintázataival, és bizonyos szakértők az elektronikus-orr és a növényevők érzékelése között funkcionális hasonlóságot látnak az illatmintázatok szétválasztásának mechanizmusában (Pearce, 1997a).

Az első vizsgálatunkban (Markó et al., 2008) azt találtuk, hogy mind az MNA-k koncentrációja, mind az illóolaj bizonyos komponensei fontos szerepet játszhatnak a növényevők szelektív táplálékválasztásában. Jelen vizsgálatunk fő célja a juhok által rágott és rágatlan *Juniperus communis* illóolaja kémiai összetételének jellemzése volt. Először azt vizsgáltuk, hogy a gáz-kromatográfiás (GC) elemzésből származó illóolaj mintázat mennyire tükrözi a juhok által meghatározott rágottsági kategóriákat. Másodszor arra kerestük a választ, hogy az elektronikus-orr illatmintázat alapján mennyire tudjuk szétválasztani az egyedeket a rágottsági kategóriájuknak megfelelően. Harmadszor az illatmintázatot összehasonlítottuk az illóolaj-összetételének mintázatával. Végül pedig kíváncsiak voltunk, hogy mely terpenoid komponensek írhatják le a legjobban az illatmintázatot.

## Anyag és módszer

### *Mintagyűjtés és az illóolajok kivonása*

A növényi minták a Közép-magyarországi Kiskunsági Nemzeti Park orgoványi borókásából (46°47'30"N; 19°27'34"E) származnak. A mintavétel elvégzéséhez erősen rágott (N = 9) és rágatlan (N = 9) közönséges boróka (*Juniperus communis*) bokrok kerültek kiválasztásra. A mintavételt késő télen végeztük el az első vizsgálatban leírt módon (Markó et al., 2008). A mintázott bokrok mérete (magasság: 2–2,5m) és ivara (termős) nem különbözött egymástól, így próbáltuk meg lecsökkenteni ezeknek a tényezőknek a lehetséges zavaró hatásait. A végálló 10–15cm hosszú leveles hajtásokat vágtuk le, amelyeket véletlenszerűen választottunk ki a bokor minden részéről (0–2m). A tobozbogyók eltávolítása után az egyes minták 100–120g tömegűek voltak. A növényi anyagot nylon zacskóba tettük, lezártuk, egyedileg jelöltük és a laborba szállításig hűtve tároltuk (5°C). A laborban ezután egy szárítószekrényben tömegállandóságig szárítottuk 37±3°C-on (Memmert U-típus). Az illóolaj kivonásához Clevenger-típusú vízgőzdesztilláló készüléket alkalmaztunk, amit a VII. Magyar Gyógyszerkönyv útmutatója szerint

használtuk (Végh, 1986). A minta pontos illóolaj-tartalmát 100g növényi szárazanyagra vonatkoztattuk.

### ***Gázkromatográfias mérések***

Az illóolajok fő kémiai összetételét Shimadzu GC-14B kapillár-kolonnás, lángionizációs (FID) gázkromatográfias készülékkel határoztuk meg. A méréshez SE-30-as megosztó folyadékfilmes kolonnát használtuk (mérete: 30m × 0,25mm × 0,25µm), ahol a programozott kolonna tér hőmérséklete 110°C (3min) 8°C min<sup>-1</sup> fűtési sebességgel; 220°C (5min) 21,75 perces analízis idővel, míg az IB 220°C-on a detektálás pedig 250°C-on történt. A vivőgáz nagy tisztaságú nitrogén volt (1ml min<sup>-1</sup>) 75:1 splitter aránnyal. A detekciós lánghoz a hidrogént generátorral, vízbontás segítségével, míg a levegőt kompresszorral állítottuk elő. A GC-készülék teljes mértékben számítógéppel vezérelt, aminek a működtetését a Shimadzu Class VP Chromatography Data System (Shimadzu, Kyoto, Japán) szabályozta. Az illóolaj komponensek relatív mennyiségi meghatározását belső normalizációs módszerrel kaptuk meg a csúcs alatti területek intenzitása alapján (GC-FID) (Novák et al., 2001, 2003). A komponensek azonosítását részben Carl Roth-féle (Karlsruhe, Németország) GC-standardok segítségével, számos más esetben csúcs addíciós módszerrel végeztük el.

### ***Elektronikus-orr vizsgálatok***

A boróka ágak komplex illatmintázatát műszeres érzékszervi analitikai eszközzel, egy elektronikus-orr nevű készülékkel (NST-3320; szenzor: Linköping, Svédország) mértük meg. Az elektronikus-orr fő egységét a beépített automatikus mintavevő szenzorok képezik, amelyek 12 mintát is le tudnak mérni egyszerre. Egy érzékelő egység 22 különböző érzékelő szenzort tartalmaz, amelyek közvetlenül érintkeznek a levegőben lévő illatokért felelős kémiai vegyületekkel. Az egyes érzékelők mintavételét, illetve az adatok feldolgozó egységbe történő továbbítását, majd azok elsődleges feldolgozását a műszer szoftveres egysége szabályozza. Az NST 3320-as modell 10 MOSFET („metal-oxide semiconductor field effect transistor”) szenzort, 12 MOS („metal-oxide semiconductor”) szenzort, valamint 1 páratartalom mérő szenzort tartalmaz.

A referencia gázként szolgáló légköri levegőt a műszer a közvetlen környezetéből nyeri. A levegő két szilikagél/hidrokarbon szűrőn keresztül jut a műszerbe, megtisztítva ezzel a párátló és az egyéb szennyeződésektől. A mérés kezdeteként a műszer az injektáló tűn keresztül a tiszta levegőt ráfújja (légsebesség: 60ml min<sup>-1</sup>) a szenzorokra, amellyel megkezdődik a minták inkubálása és az alapvonal felvétele. Ezt követően a mintavevő tűn keresztül a műszer a

mintatérből származó levegőt ráfújja az érzékelő szenzorokra, amely illatmolekulákat is tartalmaz, így a két levegő passzívan kicserélődik egymással. Végül pedig a szenzorok után az illatmolekulákkal szennyezett levegő távozik a műszerből. A mérés a tisztítási fázissal fejeződik be, ami során a referencia levegő átáramlik a mintavevőn és az injektáló tűn keresztül, továbbá a mintatartókba is tiszta, referencia levegő kerül.

A műszer a mintákat a mérés megkezdéséig állandó („stand-by”) hőmérsékleten (20°C, 5min) tartja, hogy az esetleges különbségek kiegyenlítődjenek. Az 5 perces fázis letelte után elkezdődik a minták felfűtése („incubation”), ami alatt a minták eléri a méréshez szükséges hőmérsékletet (40°C, 5min). A teljes ciklusidő mintánként 5 perc, ami 10 másodperces alapvonal felvételtől, 30 másodperces mérésből és további 260 másodperc tisztítási fázisból áll össze. További 60 másodpercig tart, amíg az eszköz teljesen kiüríti a levegőt a vezetékeiből. A mért értékek rögzítése a következő részfolyamatok szerint történik: alapvonal felvétele („baseline”; 5sec), adszorpció alatti érzékelő jel deriválása („on derivative”; 4sec), adszorpció alatti érzékelő jel integrálása („on integral”; 10sec), jelválasz rögzítése („response”; 5sec), deszorpció alatti érzékelő jel deriválása („off derivative”; 4sec) és deszorpció alatti érzékelő jel integrálása („off integral”; 10sec). Az elektronikus-orr analízisei előtt a bemérendő minta mennyiségét, valamint a mérési ciklusok hőmérsékletét közvetlenül a mérés előtt optimalizáltuk.

A GC-FID analízisben már bemutatott boróka bokrokról vettünk egyedenként 0,7g friss növényi mintát és használtuk fel az illatmintázat meghatározásához. A bogyók eltávolítása után az ágakat megőröltük és behelyeztük az NST-3320 számozott mintatartó téglébe, amit egy Teflon-borítású csavaros fedővel légmentesen lezártunk. A mérést a Budapesti Corvinus Egyetem, Hűtő- és Állattermék Technológia Tanszékén végeztük el. Mivel mind a GC-FID, mind az elektronikus-orr vizsgálatoknál ugyanabból a növényi mintából dolgoztunk, ezért ez lehetővé tette számunkra, hogy az eredményeket összehasonlíthassuk és együtt tárgyaljuk őket.

### ***Statisztikai analízisek***

#### *Többváltozós statisztikai analízisek*

Az elektronikus-orr érzékelő szenzorjaiból érkező jelválaszt főkomponens analízis (PCA) vizsgálatnak vetettük alá, így a 22 szenzor értékeit három főkomponensre le tudtuk csökkenteni, ami nagyban megkönnyítette a további elemzéseket. Szintén PCA-t használtunk az illóolaj-összetétel esetében is, hogy lecsökkentsük a válaszváltozók számát. Mindkét esetben hasonló beállítást használtunk a főkomponensek (PC-k) kiszámolásához (correlation method, varimax rotation). A PCA érzékeny az adatbázisban előforduló ritka vagy hiányzó értékekre, ezért kizártuk az elemzésből azt az illóolaj-összetevőt, ahol az adott összetevő nem érte el a teljes mintákban

előforduló 1%-os értéket. Az illóolaj összetevők esetében nem a GC-ben kapott relatív százalékos értékekkel, hanem annak abszolút értékével számoltunk. Az egyes illóolaj-komponensek tényleges mennyiségét a bokr százalékos összetételéből, illetve az adott egyed illóolaj-mennyiségéből számítottuk ki. Az abszolút mennyiségek használata hitelesebb eredményt ad, mintha pusztán relatív arányokkal dolgoznánk, viszont nem tekinthetők statisztikai melléktermékeknek. Ily módon korrigálni tudunk az illóolaj-mennyiségbeli eltérésekre, ezáltal sokkal realisabb képet kaphatunk a juh-boróka kapcsolatokról.

Faktor-analízist használtunk, hogy megállapítsuk, hogy az egyes főkomponensek mögött elsősorban milyen illóolaj-összetevők állhatnak. Ennek az eldöntéséhez a PCA-ból származó értékeket a Faktor-analízisbe tettük. Az Eigen-értékek alapján az első három faktort használtuk, amelyeknek az összesített varianciája 85,07% volt a GC-FID alapján.

#### *Általános lineáris kevert modell*

A PCA által lecsökkentett változókat általános lineáris kevert modellel (GLMM) elemeztük, hogy kimutathassuk a borókák rágottsága és az elektronikus-orr által meghatározott első három főkomponens közötti kapcsolatot. A függő változó a binomiális eloszlást mutató bokrok rágottsága volt, míg a PC-k kovariánsként szerepeltek a modellben. Szintén a GLMM-t használtunk a borókák rágottsági állapota és a GC-FID analízisből származó első három PC-je között. A modell felépítése hasonló volt az előző modellhez, tehát itt is a rágottsági állapot volt a függő változó, ami szintén binomiális eloszlást mutatott, míg a PC-k kovariánsként szerepeltek a modellben.

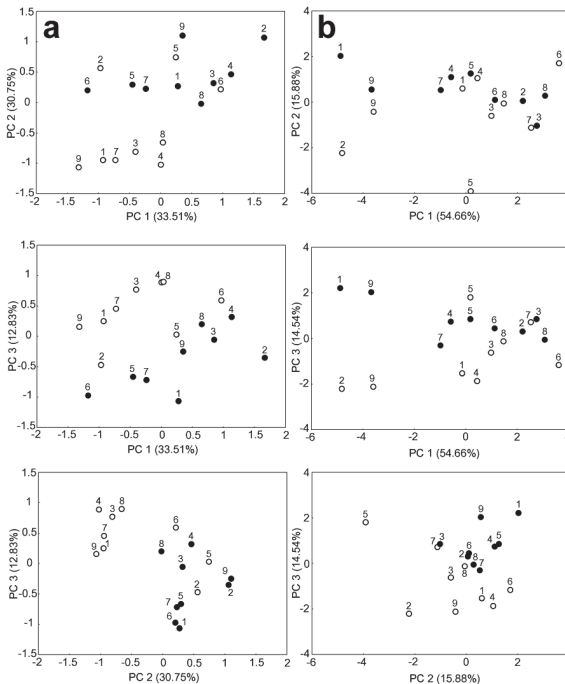
Mindkét GLMM elemzésben stepwise analízist (backward deletion) használtunk úgy, hogy a nem szignifikáns hatásokat egyenként, csökkenő sorrendben eltávolítottuk, majd a végleges modellbe az eltávolított változókat egyenként visszaléptettük a releváns statisztikai eredmény érdekében. A statisztikai elemzésekhez a Statistica csomagot (verzió 8.0, StatSoft, Inc. 2004, Tulsa, OK, USA) használtuk.

## Eredmények

### Illóolaj mintázatok osztályozása

A boróka bokrok mintáiból kivontuk az illóolajokat és meghatároztuk azok összetételét. A PCA első három PC-je nagy magyarázó erővel (85,07%) választotta szét az egyes boróka egyedeket a rágottságuk alapján, amiknek az egymáshoz való viszonyát a **2.1.b ábrán** mutatjuk be. A PC1 és PC3 valamint a PC2 és PC3 korrelációs ábrája alapján jól elkülöníthető a két rágottsági csoport. A rágott bokrok értékei kevésbé variábilisak, mint a nem rágott egyedeknél, az elektronikus-orr osztályozásához hasonlóan. Továbbá összehasonlítva a két módszer pontára mintázátát (**2.1 ábra**) azt találjuk, hogy az illóolaj PC-k kevésbé tömörülnek egybe, mint az elektronikus-orr analízisből származó pontok.

A GLMM elemzés (**2.2 táblázat**) is alátámasztja a rágott és a nem rágott bokrok PC értékeinek vizuális elkülönülését. A PC2, a PC3 és ezek interakciója szignifikáns volt a boróka egyedek csoportosításában, míg a PC1-nél nem tudunk ilyen hatást kimutatni.



**2.1 ábra** A szórásdiagramok az egyes boróka bokrok elektronikus-orr (a) és a gázkromatográfia (b) által csoportosított főkomponensek értékeit ábrázolják. Az egyes részabrákban a rágott (○) és a rágatlan (●) bokrok egyedait ábrázoltuk, amelyek felett az egyedi azonosító számok találhatóak. Mindkét módszer esetében az első három faktor kumulatív ereje magas volt (elektronikus-orr: 77,1%; gázkromatográfia : 85,07%).

Elektronikus-orr				Gázkromatográfia			
	F-érték	d.f.	p		F-érték	d.f.	p
PC1	8,29	1, 14	0,012 *	PC1	0,02	1, 14	0,873
PC2	10,76	1, 14	0,005 **	PC2	4,64	1, 15	0,047 *
PC3	15,37	1, 14	0,001 **	PC3	10,53	1, 15	0,005 **
PC1 × PC2	0,24	1, 13	0,628	PC2 × PC3	1,24	1, 14	0,232
PC1 × PC3	1,00	1, 13	0,334				
PC2 × PC3	0,04	1, 13	0,828				
PC1 × PC2 × PC3	0,49	1, 13	0,492				

**2.1 táblázat** A táblázat az elektronikus-orr és a gázkromatográfias elemzés GLMM analíziseinek F-statisztikáját tartalmazza. Mindkét elemzés esetében a csillagok a faktorok szignifikancia szintjét jelzik (\* –  $p < 0,05$ ; \*\* –  $p < 0,01$ ). A főkomponensek (PC) az elektronikus-orr főkomponens analíziséből származnak és az elemzés teljes modell statisztikája:  $F_{3,14} = 11,48$ ;  $R^2 = 0,649$ ;  $p < 0,001$ . A főkomponensek (PC) a gázkromatográfias elemzések főkomponens analíziséből származnak és az elemzés teljes modell statisztikája:  $F_{2,15} = 7,591$ ;  $R^2 = 0,436$ ;  $p = 0,0052$ .

### Az illóolaj minőségének faktoranalízise

A PCA segítségével korábban lecsökkentettük a GC-FID-ből származó magyarázó változókat, hogy megállapíthassuk, hogy az egyes PC-khez mely komponensek tartozhatnak (**2.2 táblázat**). Az első faktor tartalmazza szinte az összes monoterpén komponenst (pl:  $\beta$ -myrcén,  $\gamma$ -terpinén, és borneol), míg a domináns monoterpének, mint az  $\alpha$ -pinén, szabinén és  $\delta$ -3-karén alkották a harmadik faktort. A második faktor foglalta magába az összes szeszkviterpént. Az illóolaj komponensek retenciósi idői az egyes csoportokon belül nagyon közel helyezkedtek el egymáshoz, ami a várakozásoknak megfelelően arra enged következtetni, hogy a hasonló molekula méretű és szerkezetű komponensek hasonló csoportba kerültek.

Ret. idő	Komponens	Terpén csoport	1. Faktor	2. Faktor	3. Faktor
8.75	Ismeretlen	Monoterpén?	-0,964 *	0,080	-0,044
9.02	$\alpha$ -pinén	Monoterpén	-0,284	0,267	-0,660 *
10.08	Szabinén	Monoterpén	-0,433	-0,473	-0,705 *
10.15	$\delta$ -3-karén	Monoterpén	-0,569	0,474	0,620 *
10.44	$\beta$ -myrcén	Monoterpén	-0,985 *	0,076	0,021
11.14	Ismeretlen	Monoterpén?	-0,988 *	-0,059	0,002
11.23	Ismeretlen	Monoterpén?	-0,662 *	-0,311	-0,445
11.51	$\gamma$ -terpinén	Monoterpén	-0,659 *	0,487	-0,266
12.22	Ismeretlen	Monoterpén?	-0,888 *	0,083	0,280
12.98	Ismeretlen	Monoterpén?	-0,966 *	-0,008	0,118
18.03	Borneol	Oxigenált monoterpén	-0,883 *	-0,259	0,191
23.61	transz-nerolidol	Oxigenált szeszkviterpén	-0,471	-0,701 *	0,310
24.76	$\gamma$ -muurolén	Szeszkviterpén	0,180	-0,792 *	0,269
	Magy. variancia		7,105	2,064	1,889
	Aránya		0,546	0,158	0,145

**2.2 táblázat** A táblázat a *J. communis* illóolajának gázkromatográfias elemzéséből származó főkomponensek (PC) háttérváltozóit tartalmazza. Az egyes komponenseket a GC analízis retenciósi idejének sorrendjében tüntettük fel. A legfontosabb faktorokat csillaggal (\*) jelöltük meg az egyes komponenseknél.



### *Illatmintázaton alapuló érzékelés osztályozása*

Az elektronikus-orr segítségével megmértük a rágott és nem rágott boróka bokrok illatmintázatát, és a kapott eredményeket PCA-val értékeltük ki. Az első három PC ábráját a **2.1.a ábrán** már bemutattuk. Az illatmintázat alapján nagy magyarázó erővel (77,1%) két csoportra tudtuk bontani a kiválasztott bokrokat az eredeti rágottsági állapotuknak megfelelően. A PC1 és PC3, valamint a PC1 és PC2 komponensek között láthatjuk a legélesebben a növényhasználat szerinti szétválasztást, elkülönülést. Ezeken az ábrákon jól látszik, hogy a rágott csoport jól elkülönül a nem rágottaktól, habár találtunk három olyan rágott egyedet (egyedi azonosítójuk 2, 5 és 6), amelyek illata inkább a nem rágottakéhoz állt közelebb. A PC2 és PC3 komponensek ábráin a csoportok közötti különbség kevésbé volt jellemző. Továbbá, a korrelációs ábrákon a rágott boróka egyedek értékei sokkal aggregáltabban fordultak elő, mint a nem rágottakéi.

A GLMM analízis (**2.1 táblázat**) megerősítette a PCA szerinti osztályozást, ugyanis minden PC szignifikánsan fontosnak bizonyult a borókaegyedek szétválasztásában, bár a komponensek interakciói nem voltak szignifikánsak a modellben.

Komponensek	Kemotípus								
	$\delta$ -3-karén (N = 4)			Szabinén (N = 13)			$\alpha$ -pinén (N = 1)		
	Átlag (µl)	± SD	CI	Átlag (µl)	± SD	CI	Átlag (µl)	± SD	CI
$\alpha$ -pinén	41,36	± 5,61	3,18 – 20,93	46,33	± 37,78	27,1 – 62,38	81,63		
Szabinén				121,20	± 92,03	66 – 151,93	3,04		
$\delta$ -3-karén	239,9	± 117,64	66,65 – 438,66	3,54	± 2,45	1,76 – 4,05			
$\beta$ -myrcén	24,16	± 9,49	5,38 – 35,39	13,70	± 8,47	6,08 – 13,99	3,77		
$\gamma$ -terpinén	20,28	± 4,31	2,44 – 16,09	14,68	± 6,42	4,61 – 10,61	21,05		
Borneol	21,65	± 8,51	4,82 – 31,74	14,68	± 8,57	6,15 – 14,15			
Cisz-nerolidol				1,80	± 2,62	1,89 – 4,34			
Transz-nerolidol	9,04	± 6,13	3,48 – 22,89	7,90	± 6,31	4,53 – 10,42	1,95		
$\gamma$ -muurolén				3,74	± 5,11	3,67 – 8,44			
Illóolaj-tartalom	431,06	± 170,06	96,34 – 634,09	283,36	± 162,92	116,83 – 268,95	121,65		

**2.3 táblázat** *A. J. communis* három kemotípusának illóolaj-összetétele. Az oszlopok tartalmazzák a kemotípusonkénti átlag értékeket a szórással (SD) és a konfidencia intervallummal, amiket az adott mintaméretből (N) számoltunk ki. A sorok az egyes illóolaj komponenseket tartalmazzák.

## Értékelés

A juhok által rágott és nem rágott közönséges boróka bokrok illóolaj komponenseinek mintázatát összevetettük az egyes egyedek illatmintázatával. Arra voltunk kíváncsiak, hogy vajon a juhok borókarágását igazolni tudjuk-e az illat-mintázati vagy az illóolaj-minőségbeli különbségekkel. Ennek érdekében két analitikai módszer, elektroniikus-orr és gázkromatográfia, segítségével megpróbáltuk rágott és nem rágott csoportra bontani a boróka egyedeket, hogy reprodukáljuk a juhok korábbi választását. Az elektronikus-orr segítségével objektíven meg tudtuk határozni a borókák egyedi illatmintázatát és ez alapján képesek voltunk a boróka egyedeket szignifikánsan különböző csoportokra bontani a rágottságuktól függően. A rágottság és az illóolaj mintázat összefüggésének felderítése érdekében PCA segítségével lecsökkentettük a komponensek számát, így feltételezhetően az azonos hatásért felelős illóolaj összetevők egy PC-be kerültek. A faktoranalízis szerint a rágott és nem rágott bokrok a mono- és szeszkviterpén arányban különböztek egymástól (lásd **2.2 táblázat**). A boróka populációkban három eltérő kemotípust különböztettünk meg a domináns monoterpénjei alapján:  $\alpha$ -pinén, szabinén és  $\delta$ -3-karén (**2.3 táblázat**). A helyi növényevők (juhok) minden  $\delta$ -3-karén kemotípusú bokrot elkerültek, míg az  $\alpha$ -pinénes kemotípust fogyasztották, emellett a szabinénben gazdag bokrok között megtalálható volt rágott és nem rágott bokor egyaránt. Habár, a fenyőfélék között az erdeifenyőnél (*Pinus sylvestris*) korábban már dokumentáltak  $\delta$ -3-karén kemotípust is (Thoss et al., 2007), de a legjobb tudásunk szerint mi tudunk elsőként kimutatni ilyen kemotípusú egyedeket a közönséges borókánál.

Más *J. communis* állományokhoz hasonlóan (pl.: Adams & Pandey, 2003; Butkiene et al., 2004) az általunk vizsgált populáció is monoterpénekben gazdag illóolajjal rendelkezik (1. vizsgálat, Markó et al., 2008). A faktoranalízisnek alávetett GC-és illóolaj mintázat három fő faktorba csoportosította a komponenseket: az F1-be a közepes retenciós idejű monoterpének tartoztak; az F2-es csoportba a szeszkviterpének; míg a F3-ba a domináns monoterpének kerültek. A domináns monoterpének és a szeszkviterpének relatív fontossága szignifikánsan különbözött az eltérően rágott csoportok között (**2.2 táblázat**). Az első csoport tartalmazta a monoterpén komponensek döntő hányadát, a második csoport magába foglalta az összes beazonosított szeszkviterpént, míg a domináns monoterpének, olyanok mint az  $\alpha$ -pinén, a szabinén és a  $\delta$ -3-karén, a harmadik csoportot alkották. Az illóolaj keverékek magas terpenoid diverzitást mutatnak, ami akár 20–60 különböző komponenst is jelenthet a legkülönbözőbb koncentrációs értékek felvétele mellett (Bakkali et al., 2008), amelyeknek különböző lehet a toxicitása is (Oh et al.,

1967). A hasonló hatással rendelkező komponensek csoportosításával könnyebben megérthetjük a növényevők elkerülésének általános okait.

A *Juniperus* taxon a földrajzi elterjedéssel magas kémiai polimorfizmust mutat (Adams et al., 2003). A svéd populáció illóolaja nagy mennyiségű  $\alpha$ -pinént és közepes mennyiségű  $\beta$ -pinént, myrcént, limonént,  $\delta$ -3-karént,  $\beta$ -fellandrént és kisebb arányú szabinént tartalmaz (Adams, 1998). Szabinén-típusú és  $\alpha$ -pinén-típusú borókákat Lengyelországban (Filipowicz et al., 2009) és Litvániában írtak le (Butkiene et al., 2007; Butkiene et al., 2009). A  $\delta$ -3-karén jelenlétét számos más boróka fajnál már leírták (Adams, 1998; Angioni et al., 2003), akárcsak más fenyőféléknél (Hiltunen & Laakso, 1995; Rocchini et al., 2000). Az MNA-k (akárcsak a  $\delta$ -3-karén is) nagyon hatékony toxinok lehetnek, különösen akkor, ha egyedi molekula szerkezettel rendelkeznek, mert a növényevők csak nehezen tudják közömbösíteni azokat. Ezért a növények ezeket a komponenseket eredményesen fel tudják használni a kémiai védelmük fejlesztésében. A *Juniperus* illóolaj magas karén tartalma igen hatékonyan bizonyult különböző baktériumokkal és gomba fajokkal szemben (Angioni et al., 2003), és hasonló hatást figyeltek meg rovarok ellen is (Rocchini et al., 2000; Almquist et al., 2006). A  $\delta$ -3-karénnek erős gátló hatása van a juhok bendőjében élő mikroorganizmusok aktivitására is (Oh et al., 1967).

A fenyőfélék MNA termelése és összetétele egy alaposan kutatott terület. A különböző fenyő taxonok terpén bioszintézise nagy hasonlóságot mutat egymással, akárcsak ennek a folyamatnak a genetikai szabályozó mechanizmusa (Trapp & Croteau, 2001; Fäldt et al., 2003). A terpének termelődése és az egyes komponensek relatív aránya genetikailag meghatározott anyagcsere-utakon keresztül, specifikus enzimek segítségével (pl.: monoterpén-szintetázon) fejlődnek ki (Huber et al., 2004; Martin et al., 2004). Thoss és munkatársai (2007) különböző kemotípusokat írtak le erdeifenyőnél (*Pinus sylvestris*), amelynél az egyik  $\delta$ -3-karén volt, míg a másik  $\alpha$ -pinénes. Szintén ők dokumentálták, hogy a  $\delta$ -3-karén-termelés negatív kapcsolatban van az  $\alpha$ -pinén koncentrációjával. Hasonló biokémiai trade-off figyelhető meg a közönséges borókánál is a  $\delta$ -3-karén és az  $\alpha$ -pinén között (Orav et al., 1997), az általunk leírt kemotípusokhoz hasonlóan. A  $\delta$ -3-karén termelése és a növényben előforduló koncentrációja is genetikailag rögzített (Hiltunen, 1975; Yazdani et al., 1982; Kinloch et al., 1986). A *Pinus taeda* esetében az  $\alpha$ -pinén kivételével az összes főbb monoterpén ( $\beta$ -pinén, myrcén, limonén,  $\beta$ -fellandrént) egy lókuszon található két allél szabályozása alatt áll (Squillace et al., 1980).

Jelen vizsgálatunkban a rágott és nem rágott boróka bokrok különböző illatmintázattal rendelkeztek. Azt találtuk, hogy minden  $\delta$ -3-karén kemotípusba tartozó bokor érintetlen volt. Ez a kemotípus egy különleges illóolaj-összetétel mintázatot tartalmaz, amely nagyobb elkerülést vagy hatékonyabb mérgezést válthat ki a juhoknál, mint az  $\alpha$ -pinén vagy a szabinén kemotípusok. Az

illóolaj kémiai minősége közvetlenül kapcsolódhat az egyedi illatmintázatahoz (Novák et al., 2001). Itt jegyezzük meg, hogy néhány rágott boróka (bokor azonosítója: 2, 5, 6, lásd **2.1 ábra**) rágatlan illatmintázatot mutatott. Feltételezve, hogy a juhok illatokat megkülönböztető képessége hasonló az elektronikus-orrhoz, a rágoottsági kategóriák átfedésére két lehetséges alternatív hipotézist tudunk magyarázatként felhozni: a borókarágás a komplex illatmintázat felismerésen és szelekción alapul, vagy egy bizonyos komponens specifikus elkerülésén. Már jól ismert, hogy az emlős szaglásának neurológiai alapja lehetővé teszi a mintázat felismerést (Buck & Axel, 1991; Vosshall et al., 2000), aminek a jelentőségét juhokon már bizonyították (Lledo et al., 2005). A borókák kategorizálásában lévő hasonlóságok arra utalnak, hogy mind a juhok táplálékválasztása, mind az elektronikus-orros mérések hasonló alapokon nyugszanak.

A juhok számára a táplálék pontos érzékelési képessége létfontosságú a túléléshez, hogy elkerüljék az ehetetlen, a rosszul hasznosítható vagy akár a mérgező növényeket (Provenza et al., 1998). Az ehetetlen tápnövények általában erős vagy kellemetlen szaggal és/vagy ízzel rendelkeznek (Eisner & Grant, 1981). A juhok képesek megkülönböztetni a különböző aromájú, illó komponenseket tartalmazó táplálékot. Egy táplálékkelkerüléssel kapcsolatos tanulási kísérletben azt találták juhokon végzett kísérletekben, hogy a kevésbé illatos táplálékot jobban preferálták, szemben az erősebb ízűvel, mert az állatok megtanulták összekapcsolni az ízt a toxicitással és a kondicionált ízt a koncentráció függvényében kerültk el (Augner et al., 1998). Egy másik juhokkal kapcsolatos vizsgálat is hasonló eredményt hozott, amelyben a táplálkozó állatokat monoterpén keverék illatának tették ki, és ennek hatására elkerültk ezeket a táplálékokat (Narjisse et al., 1996). Más kérődzők szintén képesek elkülöníteni a táplálék minőségét azok illata alapján. A gímszarvas (*Cervus elaphus*) elkerülte a gyakori monoterpén ( $\alpha$ -pinén) illatába csomagolt extrudált tápot (Elliott & Loudon, 1987). Bizonyos monoterpén koncentrációkkal prediktálható a kecskék boróka fogyasztása is (Riddle et al., 1996). A tápfogyasztásra negatív hatással voltak bizonyos monoterpén ( $\alpha$ -pinén és kámfor) koncentrációk, amik magyarázhatják a terepen tapasztalt differenciált rágást bizonyos *Flourensia cernua* egyedeken (Estell et al., 1998).

A növényevőknek számos hatékony és egymást kölcsönösen ki nem záró mechanizmusuk lehet, hogy elkerüljék a mérgezést. Számos alternatív hipotézist fogalmazhatunk meg a  $\delta$ -3-karén kemotípusú egyedek elkerülésére. Az első, hogy a juhok táplálékválasztása konzervatív, így ha egy új kémiai variáns kerül be az adott faj populációjába, akkor az a helyi növényevők számára ismeretlen vagy idegen lesz és kevésbé fogják preferálni vagy elkerülik. Ezt a hipotézist Van Tien és munkatársai (Van Tien et al., 1999) juhokon tesztelték úgy, hogy az állatok számára egy ismerős illattal és egy idegen illattal kezelt táplálékot kínáltak fel és azt tapasztalták, hogy az ismerős illatú táplálékot fogyasztották az állatok, míg az ismeretlent elkerültk. Egy másik

lehetséges magyarázat az lehet, hogy a  $\delta$ -3-karén domináns egyedek új fenotípusos variánsok a borókák között a vizsgált állományban. Ennek megfelelően, a növényevők még nem fejleszthettek ki olyan védekező mechanizmusokat, amik segítségével védekezni tudnak az egyedi és egyben igen erős toxin keverékkel szemben. A kémiai polimorfizmus a vizsgált boróka populációban jelezheti a végbemenő adaptációt a helyi növényevőkkel szemben (1. vizsgálat, Markó et al., 2008), mert ezek az egyedi bokrok relatív hatékonyabb védelemmel rendelkeznek a populációban előforduló többi egyedhez képest.

Alternatív magyarázatként azt is lehetségesnek tartjuk, hogy a monoterpének különböző kiralitású változatainak eltérő aránya összefüggésben lehet a differenciális rágással és az illatmintázattal is. Számos tanulmány már igazolta az enantiomerek jelentőségét az illatok kialakulásában (Friedman & Miller, 1971; Leitereg et al., 1971; Laska et al., 1999) és más biológiai folyamatokban is (Norin, 1996; Wibe et al., 1998; Filipowicz et al., 2003). A monoterpének enantiomer arányát a közönséges borókánál is vizsgálták, ahol az  $\alpha$ -pinén, a szabinén és myrcén vegyületeket találták a legváltozékonyabb komponenseknek (Ochocka et al., 1997). Más boróka populációkban a  $\delta$ -3-karén kiralitás vizsgálata során tiszta (+)-enantiomereket találtak szemben más monoterpén komponensekével, ahol erősen variábilis volt az enantiomerek aránya (Hiltunen & Laakso, 1995; Filipowicz et al., 2006). Hasonló mintázatot találtak *Pinus sylvestris* esetében is, ahol nagy különbségeket találtak az enantiomer arányban az egyes monoterpén komponensek esetében, de ebben a vizsgálatban is csak a  $\delta$ -3-karén (+)-enantiomer formájával találkoztak (Sjödín et al., 1996).

A tápanyagok és az MNA-k a növényevők szintjén nem egymástól elkülönülve jelennek meg (Villalba & Provenza, 2005). Bizonyos növényfajok részleges preferenciája mögött az is állhat, hogy a növényevők nem tudnak különbséget tenni az egyes rokon fajok vagy fajon belüli egyedi tulajdonságai között (Illius et al., 1999), az érzékeléssbeli korlátok miatt (Berec, 2000), a tápanyagbeli szükségletek optimalizációja miatt (Westoby, 1978), vagy a mérgező növények bevitelének lecsökkentése érdekében (Freeland & Janzen, 1974). A növény és fogyasztója közötti biokémiai kölcsönhatások együttes figyelembevételével egyre inkább bizonyítottá válik, hogy a tápanyagok és a toxinok interakciója és az azokon keresztül tapasztalatszerzés állhat a változatos táplálkozás hátterében (Provenza, 1995; Provenza et al., 2003). Az MNA-k fogyasztását követő hatások („post-ingestive feedback”) integráltan befolyásolják a növényevők válaszait, és az érzékelésen keresztül együttesen jelennek meg szupraindividuális szinten az illat-tápanyag-toxin interakciók formájában.

## Köszönetnyilvánítás

Köszönetet szeretnénk mondani Seregély Zsoltnak az elektronikus-orros mérésekben való közreműködéséért. Szintén köszönettel tartozunk a két ismeretlen bírálónknak, akik hasznos megjegyzésekkel igyekeztek javítani a munkánkat. Szeretnénk megköszönni Robyn Elisabeth Hudson segítségét az angol nyelvű kézirat nyelvi lektorálásáért, továbbá köszönjük a Kiskunsági Nemzeti Parknak a terepi vizsgálataink támogatását. A kézirat készítése alatt Markó G. munkáját a TÁMOP-4.2.1./B-09/1-KMR-2010-0005 segítette.

---

### 3. vizsgálat:

#### Az illóolajok szerepe naiv házi nyulak táplálékválasztásában

Markó G., Novák I., Bernáth J., Altbäcker V. (manuscript) Odor and essential oil quality influence the differential foraging in naïve herbivores

#### Bevezetés

A növényevők ellen a növények hatékonyan tudnak védekezni másodlagos anyagcseretermékek (MNA-k) termelésével és felhalmozásával, jelentősen csökkentve ezzel a fogyasztás mértékét (Radwan & Crouch, 1978; Haukioja & Neuvonen, 1985; Stamp, 2003). A konstitutív kémiai védekezés bizonyos komponensek tömeges termelésével, kvantitatívan érhető el, ahol a védelem hatékonysága elsősorban a komponensek koncentrációjától függ, nem azok kémiai szerkezetétől vagy tulajdonságaitól (pl.: csersavak: Bryant et al., 1985; Haukioja & Neuvonen, 1985). A védelem megvalósulhat a kvantitatív mellett kvalitatívan is (Trapp & Croteau, 2001; Martin et al., 2002), ebben az esetben a védelem hatékonysága a dózis mellett, az MNA-k összetételétől valamint a komponensek integrált hatásától egyaránt függhet (Bryant et al., 1985; Freeland et al., 1985; Provenza et al., 2003; Rogosic et al., 2006a). Ily módon egy növény az alacsony illóolaj-tartalmát erősebb hatású komponensekkel kompenzálhatja.

Számos nyitvatermő faj is a kémiai védelemre rendezkedett be a különböző gyanták és illóolajok termelésével, amelyek kifejezetten repellens vagy mérgező hatásúak lehetnek (Langenheim, 1994). A nyitvatermők illóolajai különböző terpén komponensek komplex keverékei, amik monoterpén (C10), szeszkviterpén (C15) és diterpén (C20) frakciókból állnak (pl.: Bakkali et al., 2008). A növényevőkkel szembeni hatékony védekezésüket elsősorban a komponenseik egymáshoz viszonyított relatív aránya, illetve mennyisége határozza meg (Trapp & Croteau, 2001; Martin et al., 2002). Az egyes illóolaj komponensek nemcsak összetételükben, hanem mennyiségükben is nagyfokú variabilitást mutatnak mind egyed feletti, mind pedig egyed alatti szinten (Miller et al., 2005). A *Juniperus* nemzetség illóolajában a kevésbé viszkózus, könnyen illó monoterpén és oxigenált monoterpén komponensek dominálnak (Adams, 1998). Az oxigenált monoterpének aránya különösen fontos tényező a védelem kialakításában, mert a funkciós csoportot tartalmazó vegyületek jobban gátolhatják a bendőben zajló mikrobiális lebontó folyamatokat (Schwartz et al., 1980a).



Táplálékhiányos időszakban vagy forráslimitált élőhelyen a szegényes fajkínálat mellett jobban rákényszerülnek a növényevők a mérgező fajok fogyasztására (Bryant et al., 1985), ezért az ilyen élőhelyen élő növényevők túlélése nagyban függ a tápnövények helyes felismerésétől (Provenza et al., 1998). A mérgező növények felismerésében kiemelkedő szerepe van a szaglásnak, illetve a növény látványának is (Provenza et al., 1992; Provenza, 1996), amit házi juhon (*Ovis aries*) (Narjisse et al., 1996) valamint gímszarvason is (*Cervus elaphus*) igazoltak (Elliott & Loudon, 1987). Számos generalista növényevő úgy védekezik a növényi mérgezéssel szemben, hogy megtanulja a számára veszélyes fajokat, és a táplálkozása során elkerüli. Egy tápnövény elkerülés-mértéke nagyban függ a táplálkozó egyedektől, táplálkozással összefüggő korábbi fiziológiai hatások erősségétől és a már felhalmozott egyedi tapasztalattól (Provenza, 1995; Ralphs & Provenza, 1999). A növényevő a legelése során folyamatosan mintavételezi az egyes növények minőségét és sorozatos döntéseket hoz azok elfogyasztásáról vagy elkerüléséről (Provenza et al., 1990; Provenza, 1995; Scott et al., 1996; Bernstein, 1999; Duncan et al., 2006; Rogosic et al., 2007). A mérgező hatás csökkenthető a táplálékuk fajösszetételének optimális megválasztásával (Freeland & Janzen, 1974; Dearing et al., 2000), vagy az antagonista hatásmechanizmusú fajok együttes fogyasztásával (Mote et al., 2007).

Alacsony produktivitású élőhelynek számítanak a Duna-Tisza közti homokbuckákon elterülő mozaikos szerkezetű nyáras-borókás erdőtülszomszágok is (Kalapos, 1989; Kertész et al., 1993), amelyeken legeltető állattartást folytatnak juhokkal (Katona et al., 2004). Az üregi nyulak jelenléte szintén közönségesnek számít ezeken az élőhelyeken (Katona et al., 2004). Mindkét növényevő boróka fogyasztása szezonális mintázatot mutat, ami jelentős hatást gyakorol a társulás vegetációs összetételére (Fitter & Jennings, 1975; Katona et al., 2004; Rogosic et al., 2006b). Az egyes boróka bokrok között fellelhető differenciált rágottság az állatok szelektív rágása miatt jöhetett létre (1. vizsgálat, Markó et al., 2008). A rágottságban megnyilvánuló különbségek hátterében az eltérő illóolaj mennyisége, minősége, és a kemotípusokra jellemző egyedi illatmintázat áll (1. és 2. vizsgálat, Schwartz et al., 1980b; Markó et al., 2008; Markó et al., 2011a).

A táplálék szagának érzékelése és az ezzel összefüggő szagtanulás nagyban befolyásolja a táplálkozás során meghozott viselkedési válaszokat, amely jelenséget már számos laboratóriumi körülmények között elvégzett kísérletben bemutatták (Van Tien et al., 1999; Cleland et al., 2002; Coureaud et al., 2008). A táplálék fogyaszthatatlanságát asszociációs módon tanulják meg az állatok; azaz a táplálék látványát és a fogyasztásuk utáni mellékhatásokat összekötik a táplálék intenzív szagával vagy ízével (Eisner & Grant, 1981). Ezeket a tulajdonságokat az érzékszerveik segítségével képesek nagy biztonsággal megkülönböztetni egymástól (Cleland et al., 2002). Juhokon számos táplálékkelkerülési tanulási kísérletet végeztek el, amelyekben különböző

szagosított tápot kínáltak fel az állatoknak. Az intenzívebb illatú táplálékot kevésbé preferálták nem szagosítottal szemben, mert az állatok idővel megtanulták összekapcsolni az intenzív aromás illatot a magas illóolaj-tartalommal, ami számukra a toxicitást jelentette (Narjisse et al., 1996; Augner et al., 1998). Hasonló eredményt kaptak más generalista növényevők esetében is, amikor monoterpénekkel kezelt táplálékot kínáltak fel az állatoknak (Elliott & Loudon, 1987).

A terepi körülmények között történő táplálékválasztást számos tényező befolyásolhatja, így laboratóriumi körülmények között kívántuk tesztelni a terepen leírt jelenséget (2. vizsgálat, Markó et al., 2011a). Fowler áttekintő munkája (1983) bemutatja a főbb MNA csoportoknak a generalista növényevőkre gyakorolt fiziológiai hatásmechanizmusait és a hozzájuk kapcsolódó viselkedésszerű és fiziológiai adaptációkat. A hasonló növényt – és így hasonló MNA-kat – fogyasztó növényevők hasonló védekezési mechanizmussal próbálnak ellenállni a növényi mérgeknek. Ebből kiindulva azt feltételeztük, hogy a hasonló környezetben élő, tápnövényekben átfedő generalista növényevők (pl.: házi juh, üregi nyúl) hasonló táplálékválasztási mechanizmussal rendelkeznek, és emiatt hasonló válaszokat fognak produkálni. Kíváncsiak voltunk, hogy vajon a nyulak képesek-e különbséget tenni a juhok által rágott és rágatlan bokrok között, illetve mennyire befolyásolja a választásukat a bokrok illat-, valamint illóolaj-mintázata. További kérdésünk volt, hogy ha van szelektív választás, akkor azt vajon az illóolaj minősége és/vagy mennyisége befolyásolja. Végül pedig vizsgáltuk az illat szerepét az egyed korábbi táplálkozással kapcsolatos tapasztalatának függvényében.

## Anyag és módszer

### *A táplálékválasztásos tesztek általános menete*

A táplálékválasztásos vizsgálatok az ELTE Etológiai Tanszék Gödi Kísérleti telepén végeztük el. Az állattartó házak szabályozott körülményeket biztosítottak a kísérletekben részt vevő nyulak számára (belső lég hőmérséklet:  $20 \pm 4^\circ\text{C}$ ; világos-sötét ciklus 14/10 óra; világos reggel 07:00-tól). A tesztekben 4 hónaposnál idősebb közép csincsilla fajtájú házinyulak vettek részt. Az egyes egyedeket szabványos fém ketrecekben ( $75 \times 45 \times 35\text{cm}$ ) egyesével tartottuk. Táplálékuk illat- és más íz aromától mentes, natúr granulált nyúltáp (Altromin, LATI; Gödöllő) volt, ami *ad libitum* állt az állatok rendelkezésére, szintén *ad libitum* víz hozzáférése mellett. A borókaágakkal történő vizsgálatok esetében fontos kísérleti szempont volt az egyedek teljes tapasztalatlansága, naivitása a borókaival és más aromás növényekkel szemben. Tehát olyan állatokat vontunk be a tesztejünkbe, amelyek az életük során (beleértve az embrionális fejlődést is) sem

táplálék, sem pedig szag formájában nem érintkeztek illóolajat tartalmazó növényvel vagy annak kivonataival.

### *A nyulak fajok közötti és fajon belüli borókaválasztása*

A tesztben szereplő, juhok által rágott és rágatlan borókákról származó növényanyag a második vizsgálatnál már leírt vizsgálat mintavételéből származik (Markó et al., 2011a). Mivel a két vizsgálatban használt minták teljesen identikusak voltak egymással, ezért lehetőségünk nyílt a nyulaknak a tesztben mutatott válaszait összevetni az ágak illatával és kémiai minőségével. Kíváncsiak voltunk a nyulak fajon belüli és fajok közötti táplálkozási válaszaira, ezért a nemzeti parkból származó boróka egyedek összehasonlításán kívül két másik boróka faj egy-egy egyedét is bevontuk abba az összehasonlító vizsgálatba, amelyekben ezek az egyedek elsősorban referenciául szolgáltak. Feltételezéseink szerint a kísérleti állat a két eltérő illóolaj tartalmú és összetételű boróka faj közül azt fogja választani, amelyik gyengébb védekező rendszerrel van ellátva. Ez a fajta minőségbeli különbség megjelenhet fajok közötti vagy fajon belüli táplálékválasztásnál is. A tesztben felhasznált referenciaként szolgáló borókák az ELTE Gödi Biológiai Állomás Arborétumából származtak: Közönséges boróka (*Juniperus communis* „Stricta”) és nehézszagú boróka (*J. sabina*). Ezen egyedek illatának és illóolájának mennyiségi és minőségi jellemzése a már korábbi, második vizsgálat leírtak szerint történt (Markó et al., 2011a).

A táplálékul felkínált hajtások sértetlen, frissen szedett 15cm-es ágacskák voltak. A növényen belüli illóolajbéli változatosságot úgy próbáltuk meg kiküszöbölni, hogy egy bokorról, azonos magasságból és azonos oldalról szedtük a mintákat (*J. communis*: 1,4–1,8m; *J. sabina*: 0,5–0,8m). A teszt megkezdése előtt a hajtásokról a tobozbogyókat eltávolítottuk és úgy kínáltuk fel az állatoknak. A választáshoz felkínált boróka hajtások tömegét elektronikus mérleggel (Sartorius MD 4000) mértem le (pontosság: 0,1g). A levágott hajtásokat (3–3db) csoportonként felváltva, függőlegesen rögzítettük egy erre kialakított vízszintes tartóban, amit a ketrec aljához rögzítettünk.

A kísérletet a reggeli órákban (8:00-tól – 11:00-ig) végeztük el. Az állatok a vizsgálat előtt (legalább 2, de legfeljebb 3 órással) táplálékmegvonásban részesültek. A teszt addig tartott, amíg a minták teljes hossza a felére nem csökkent (becslés, átlagos időtartam: 1–1,5 óra), majd az ágak visszamérése után kiszámoltuk a fogyasztott ágak mennyiségét. A két borókafaj közötti választásos teszthez naiv egyedeket (N = 10) vizsgáltunk, akárcsak a nemzeti parkból származó rágott és rágatlan borókák összehasonlításánál (N = 10).

### ***Az illóolaj mennyiségének és minőségének szerepe a fogyasztásban***

Ebben a tesztben annyi módosítást végeztünk az előzőekhez képest, hogy nem boróka ágakat kínáltunk fel az állatoknak ( $N = 11$ ), hanem négy különbözően kezelt tápot. Mesterségesen összeállítottunk egy monoterpén ( $\alpha$ -pinén,  $\delta$ -3-karén,  $\gamma$ -terpinén) domináns és egy oxigenált monoterpén (borneol) domináns illóolaj keveréket, így az állatok nemcsak a táp illatával, hanem ízével is találkozhattak. A domináns csoport mindig a teljes illóolaj mennyiség 80%-át tette ki. A két keverék típust két eltérő, egy kis ( $0,1\text{ml}$  illóolaj  $100\text{g}^{-1}$  táp) és egy nagy ( $0,5\text{ml}$  illóolaj  $100\text{g}^{-1}$  táp), dózisban adtuk hozzá a táphoz. A két eltérő illóolaj dózis megfelel a kiskunsági borókáknál mért illóolajtartalom két szélsőségének. A monoterpének 80%-os aránya természetes borókások illóolajában mért terpén arányához hasonlít.

Ezzel a kísérleti beállítással vizsgálni tudtuk a naiv állatok reakcióját a különböző kemotípusú táplálékkal szemben. Így a komponensek között létrejövő lehetséges interakciók (szinergizmus, antagonizmus) ugyanúgy érvényesülhettek, mint a természetes táplálék esetében. A nyulak napi teljes tápfogyasztása hozzávetőlegesen  $140\text{--}150\text{g}$  között volt, így csoportonként  $35\text{--}35\text{g}$  tápot mértünk ki az egyes egyedeknek. A táplálékválasztásos teszt ebben az esetben is addig tartott, míg a felkínált táp összmenyiségének a fele el nem fogyott. Mértük az elfogyasztott táp mennyiségét, a szaglás és a fogyasztás latenciáját. A szaglási és fogyasztási latencia a teszt kezdetétől az egyes csoportok megszaglásáig, illetve első fogyasztásáig eltelt időt jelentette.

### ***A naiv és a tapasztalt állatok illat alapú választása***

Ebben a tesztben is különbözően kezelt tápot kínáltunk fel az állatoknak. Ebben a vizsgálatban az egyik csoportnak a mintatartó edények belső falára szűrőpapírt erősítettünk fel, és abba itattuk fel a boróka illóolajat ( $0,5\text{ml}$ ; Aromax Zrt., Budapest), míg a kontrollnak egy semleges illatú szezámolajat ( $0,5\text{ml}$ ; Naturol Kft., Budapest). Mivel az illóolaj kezelés a tápot nem érthette, a nyulak csak a boróka illata alapján választhattak és a választást az ízérzékelés nem módosíthatta. A tesztelendő állatok mind naivak voltak. Mivel kíváncsiak voltunk arra, hogy a tapasztalat mennyire befolyásolja az állatok választását, ezért két csoportot hoztunk létre. Az egyik csoportnak (borókás:  $N = 3$ ) a tesztet megelőzően két héttel boróka hajtásokat, míg a másik csoportnak csak fűfélékből álló szénát kínáltunk fel (naiv:  $N = 3$ ). Az így kezelt állatoknak egyedenként  $35\text{--}35\text{g}$  tápot mértünk ki 3–3 ismételtesben.

### ***Statisztikai elemzések***

Az adatokat minden vizsgálatban általános lineáris kevert modellel (GLMM) elemeztük ki. Az elemzésekben stepwise analízist (backward deletion) használtunk, azaz a nem szignifikáns hatásokat egyenként, csökkenő sorrendben eltávolítottuk, majd a végleges modellbe az eltávolított változókat egyenként visszaléptettük a releváns statisztikai eredmény érdekében. Ebben a vizsgálatban minden statisztikai elemzésünkhöz az R statisztikai csomagot (R Development Core Team; verzió: v2.12.2, R Foundation for Statistical Computing ISBN 3–900051–07–0) használtuk. Ha a fő hatások között találtunk szignifikáns hatást, akkor a csoportok összehasonlítására post-hoc tesztként Student-féle t-tesztet használtunk (Day & Quinn, 1989), és csak az *a priori* feltevéseket, illetve a tervezett összehasonlításokat teszteltük le.

A nemzeti parkból származó bokrok valamint az Arborétumban lévő díszborókák összehasonlításában a fogyasztás mértéke volt a függő változó, míg a juhok általi rágottság, valamint a faj magyarázó változóként szerepelt a modellben. A nyulak itt is random faktorként szerepeltek.

A rágott és nem rágott borókák közötti fogyasztáskülönbséget össze tudtuk vetni azok illatmintázatával és az illóolaj összetételük mintázatával is. Ezekben az elemzésekben is a fogyasztás volt a folytonos változó, míg a főkomponensek kovariánsként, az egyes nyulak random faktorként szerepeltek a modellben.

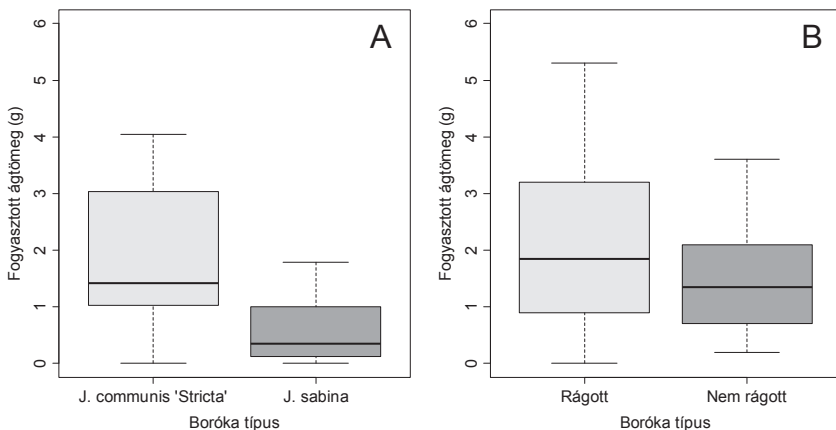
A terpen mennyisége és minősége alapján történő táplálékválasztás esetében is a fogyasztás jelentette a függő változót, az illóolaj-mennyisége, illetve -minősége faktorként, míg a tesztben szereplő állatok random faktorként szerepeltek ebben a modellben. Hasonló modellstruktúrát alkalmaztunk a szaglás és a fogyasztás latenciájának elemzéséhez is.

Az illat alapján történő választásos teszthelyzetben is a fogyasztás mértéke jelentette a függő változót, míg független faktorokként szerepelt a tapasztalat és a táp illattal történő kezelése is. A random faktor ebben az esetben is a nyulak voltak.

## Eredmények

### *A nyulak fajok közötti és fajon belüli borókválasztása*

A naiv nyulak mindkét tesztben szignifikánsan megkülönböztették a felkínált hajtásokat. A két boróka faj közötti választásban (3.1.a ábra) a *J. communis* 'Stricta' fajtából sokkal többet fogyasztottak, mint a *J. sabina* hajtásaiból ( $F_{1,49} = 25,94$ ;  $p < 0,0001$ ; AIC = 170,87). Az orgoványi borókásból származó, juhok által rágott és nem rágott – fajon belüli vizsgálatban – *J. communis* bokrok közötti választásban ( $F_{1,49} = 4,91$ ;  $p = 0,031$ ; AIC = 199,52) a juhok által megrágott bokrok hajtásaiból többet ettek (3.1.b ábra). A random faktornak egyik tesztben sem volt szignifikáns hatása (díszbokrok:  $p = 0,882$ ; orgoványi bokrok:  $p = 0,136$ ).

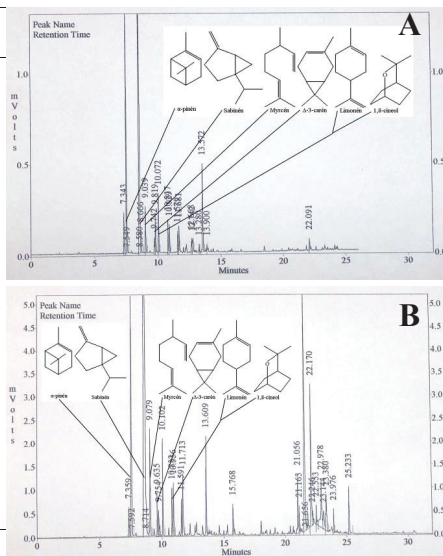


**3.1 ábra** A naiv nyulak boróka fogyasztása a fajok közötti táplálékválasztásos tesztben. Az első tesztben (A) két különböző boróka faj (*J. communis* 'Stricta', *J. sabina*) hajtásai közül lehetett választaniuk. A második tesztben (B) a juhok által rágott és nem rágott *J. communis* hajtások közül lehetett választaniuk. A fogyasztott ágtömeget Whiskers diagramban ábrázoltuk, ahol leolvasható a teljes adattartomány (szaggatott vonal), az interkvartilis tartomány (téglatest) és a medián (vízszintes vastag vonal).

### A tesztekhez használt díszboróka hajtások kémiai összetétele

*J. communis* 'Stricta' és a *J. sabina* bokrok téli mintavételéből származó illóolájának gázkromatográfiás elemzéséből (3.1 táblázat, 3.2 ábra) jól látszódnak a fajok között meghúzódó minőségbeli különbségek. A két kromatogramból jól látszik, hogy az egyes komponensek eltérő mintázatot alkotnak. A *J. sabina* illóolájában (3.2.B ábra) a retenciós idő alapján a komponensek két fő csoportra különülnek el, ami nem jellemző a közönséges boróka illóolaj mintázatára. A 15. perc utáni futtatásból származó komponensek főleg a nagyobb molekulásúlyú oxigenált monoterpének illetve a szeszkviterpének közül kerülhetnek ki. Sajnos, az ebben a tartományban történő, komponens-specifikus azonosítást technikai okok miatt nem tudtuk kivitelezni.

	<i>J. communis</i> 'Stricta' (μl)	<i>J. sabina</i> (μl)
7,31	13,67	5,28
α-pinén	83,03	45,77
Szabinén	250,56	269,93
cisz-4-karén	8,30	0
β-myrcén	15,14	17,60
δ-3-karén	4,39	6,45
p-cimol	12,21	3,52
Limonén / cineol	19,04	15,84
γ-terpinén	10,25	7,04
Terpinolén	6,34	5,28
11,71	0	12,32
12,79	7,81	0
Terpinén-4-ol	29,79	18,77
Transz-nerolidol	3,41	28,75
22,25	0	2,93
22,59	0	2,93
22,98	0	17,60
23,14	0	6,45
23,38	0	10,56
Illóolaj menny. (μl 100g <sup>1</sup> sz.a.)	488,43	586,80

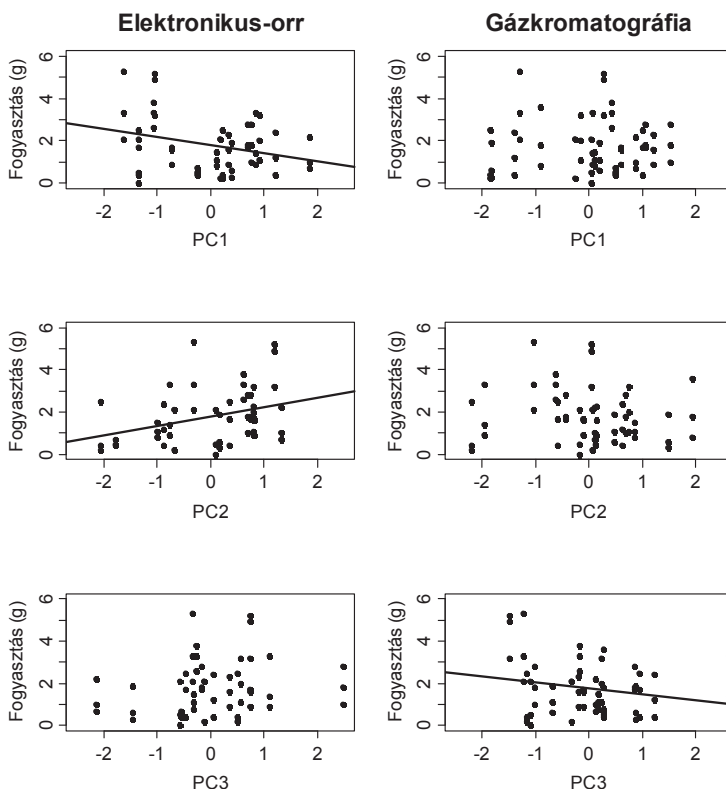


**3.1 táblázat** A *J. communis* 'Stricta' és a *J. sabina* hajtásaiból kivont illóolajok kémiai összetétele látható. Az illóolaj komponenseket a retenciós idejük sorrendjében tüntettük fel, és a mennyiségüket mikroliterben fejeztük ki. Az ismeretlen komponensek esetében a táblázatban a retenciós idejüket (min) tüntettük fel.

**3.2 ábra** A *J. communis* 'Stricta' (A) és a *J. sabina* (B) bokrok téli mintavételéből származó illóolájának gázkromatogramja látható. A két boróka faj között jelentős illóolaj komponensbeli különbség figyelhető meg, a *J. sabina* gazdagabb a bonyolultabb szerkezetű és nehezebb komponensekben.

### A nyulak boróka fogyasztása és a hajtások minősége

A naiv nyulak boróka fogyasztásának mértékét összevetettük a boróka hajtások egyedi illat- és azok illóolaj-összetételének mintázatával (3.3 ábra). A fogyasztás mértéke szignifikánsan negatív összefüggést mutatott az elektronikus-orr PC1-el, míg a PC2-vel szignifikánsan pozitív kapcsolatot kaptunk (3.2 táblázat). A PC3-nak, valamint az egyes főkomponensek egymással alkotott interakciójának nem volt kimutatható hatása. A fogyasztás mértékét összevetettük a boróka illóolaj-mintázatával is, ahol a fogyasztás fordított arányban állt a PC3-mal. A másik két főkomponensnek, a PC1-nek és a PC2-nek, és a PC2-vel mutatott interakciójuknak sem volt szignifikáns hatásuk. A random hatásnak egyik elemzésben sem volt szignifikáns hatása.



**3.3 ábra** A szórási diagramok a nyulak hajtásfogyasztását mutatják az illatmintázat (elektronikus-orr) és az illóolaj-mintázat (gázkromatográfia) főkomponensei függvényében. Az egyes részábrák a fogyasztás mértékét és az egyes főkomponensek értékeit ábrázolják. A szignifikáns összefüggéseknél regressziós egyenes mutatja a kapcsolat irányát.

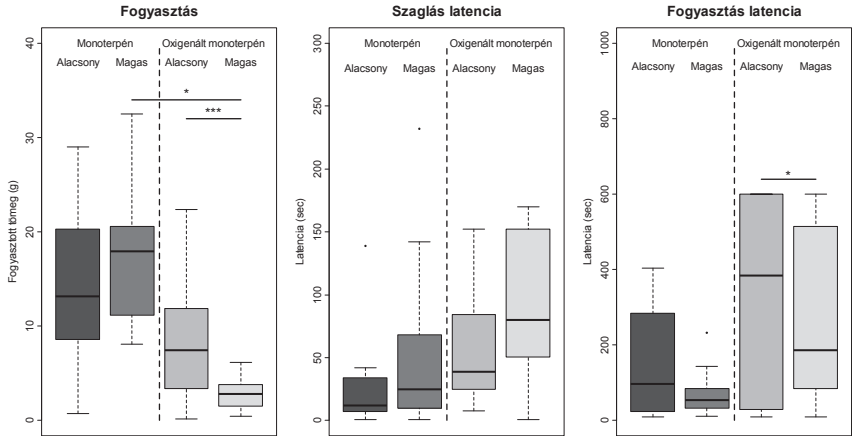


Elektronikus-orr				Gázkromatográfia			
	F-érték	d.f.	p-érték		F-érték	d.f.	p-érték
PC1	4,78	1, 42	0,034 *	PC1	0,37	1, 48	0,542
PC2	7,57	1, 42	0,008 **	PC2	0,57	1, 48	0,452
PC3	2,32	1, 41	0,134	PC3	5,11	1, 49	0,028 *
PC1 × PC2	1,37	1, 41	0,247	PC3 × PC2	2,00	1, 48	0,163
PC1 × PC3	2,75	1, 40	0,105	PC3 × PC1	0,05	1, 48	0,816
PC2 × PC3	0,06	1, 41	0,805				
Random			0,429	Random			0,06
AIC	179,84			AIC	200,41		

**3.2 táblázat** A táblázat az elektronikus-orr és a gázkromatográfia GLMM analíziseinek F-statisztikáját tartalmazza. A főkomponensek (PC) az elektronikus-orr és a gázkromatográfás elemzések főkomponens analíziséből származnak. A csillagok a faktorok szignifikancia szintjét jelzik (\* –  $p < 0,05$ ; \*\* –  $p < 0,01$ ).

### *Az illóolaj mennyiségének és minőségének szerepe a fogyasztásban*

A táplálékválasztásos teszt szerint a fogyasztást csak az illóolaj dózis befolyásolta, míg annak illóolaj összetétele nem (**3.4 ábra, 3.3 táblázat**). A post-hoc teszt során különbséget kaptunk a kis és nagy dózisú oxigenált monoterpénekkel kezelt csoportok között, valamint a nagy dózisú monoterpén és a szintén nagy dózisú oxigenált monoterpének között. A szaglási latenciában nem kaptunk szignifikáns különbséget a kezelések között, tehát az állatok nem tettek különbséget az egyes táplálékok explorációjában és minden egyes csoportot ugyanolyan naivan próbáltak megismerni. A szignifikáns random faktor arra utalhat, hogy az egyes egyedek között jelentős egyéni különbségek figyelhetők meg. A fogyasztási latenciában szintén a dózison volt szignifikáns hatása, míg az illóolaj minőségének nem. A tesztalanyok hamarabb fogyasztottak abból a csoportból, amelyikben kisebb volt az illóolaj mennyisége, mint amelyikben magasabb volt a koncentráció.



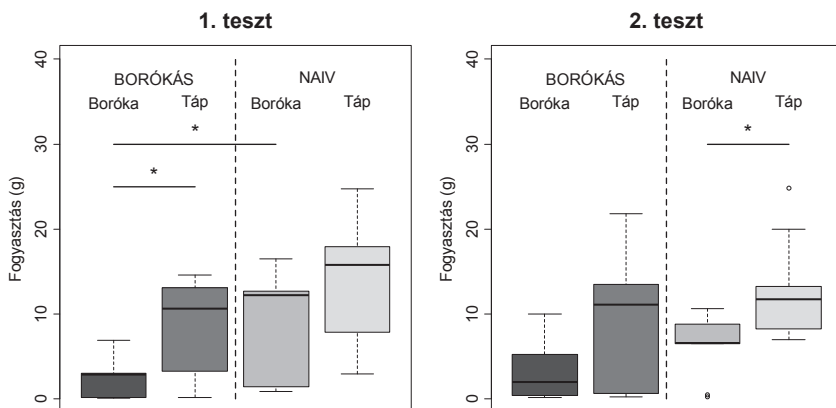
**3.4 ábra** A különböző minőségű és dózisú illóolajjal kezelt táp elfogyasztott tömegét Whiskers diagramon ábrázoltuk. A téglalap az adatok interkvartilis tartományát fedi le, a mediánt vízszintes vastag vonallal ábrázoltuk. A csoportok közötti szignifikáns különbséget csillagok jelzik (\* –  $p < 0,05$ ; \*\* –  $p < 0,01$ ; \*\*\* –  $p < 0,001$ ).

	F-érték	d.f.	p
<u>Fogyasztás</u>			
Dózis	21,86	1, 32	0,0001 ***
Csoport	0,42	1, 31	0,518
Dózis × Csoport	2,29	2, 30	0,118
Random			0,999
AIC	298,19		
<u>Szaglás latencia</u>			
Dózis	2,16	1, 30	0,152
Csoport	1,87	1, 30	0,180
Dózis × Csoport	2,17	1, 30	0,150
Random			0,003 **
AIC	492,07		
<u>Fogyasztási latencia</u>			
Dózis	9,65	1, 32	0,003 **
Csoport	0,97	1, 31	0,331
Dózis × Csoport	0,55	2, 30	0,580
Random			0,999
AIC	557,90		

**3.3 táblázat** A táblázat az illóolaj mennyisége és minősége alapján történő táplálékválasztás GLMM analíziseinek F–statisztikáját mutatja be. A csillagok a faktorok szignifikancia szintjét jelzik (\*\* –  $p < 0,01$ ; \*\*\* –  $p < 0,001$ ).

### A naiv és a tapasztalt állatok illat alapú választása

A tanulással kapcsolatos tesztben összehasonlítottuk a boróka fogyasztáshoz kapcsolt illattanulást a táplálékválasztásban betöltött szerepével (3.5 ábra). Jelentős különbséget kaptunk a fogyasztásban a tápok illatkezelései között, viszont az állat korábbi tapasztalata csak érintette a kimutathatóság határát (3.4 táblázat). A naiv egyedek sokkal több boróka illatú tápot ettek, mint a tapasztaltak. A tápok illatkezelése és az állatok tapasztalata közötti interakció szintén nem volt kimutatható hatással a tápfogyasztásra. A teszt második ismétlésének szintén nem volt számottevő hatása a fogyasztásra nézve, bár ebben a tesztben kevésbé volt markáns különbség a tapasztalt állatok differenciált választása között.



**3.5 ábra** A boróka illattal kezelt és kezeletlen táp elfogyasztott tömegét Whiskers diagramon ábrázoltuk. A téglalap az adatok interkvartilis tartományát fedi le, a mediánt vastag vonallal ábrázoltuk. A csoportok közötti szignifikáns különbséget csillagok jelzik (\* –  $p < 0,05$ ).

	F-érték	d.f.	p
Táp illata	18,85	1, 65	0,0001 ***
Tapasztalat	7,45	1, 4	0,0524
Táp illata × Tapasztalat	0,07	1, 64	0,7854
Ismétlés	0,07	1, 64	0,7903
Random			0,477
AIC	452,44		

**3.4 táblázat** A táblázat az illat alapján történő táplálékválasztás GLMM analíziseinek F–statisztikáját mutatja be. A csillagok a faktorok szignifikancia szintjét jelzik (\*\*\* –  $p < 0,001$ ).

## Értékelés

Jelen vizsgálatunk középpontjában az illat alapján történő táplálékválasztás mechanizmusainak vizsgálata állt. A Kiskunsági Nemzeti Park borókáisaiban a juhok általi differenciális borókarágás már korábban dokumentált (lásd 1. és 2. vizsgálat) jelenségéből kiindulva, laboratóriumi körülmények között vizsgáltuk, hogy a juhok általi választás naiv házi nyulakon ugyanúgy megjelenik-e.

A hajtás-választásos tesztekben különböző szintű összehasonlításokat végeztünk annak érdekében, hogy megállapíthassuk a naiv egyedek különböző táplálékok iránti érzékenységét. A boróka fajok közötti összehasonlításban két díszborókát kínáltunk fel az állatoknak, amelyeknek külső megjelenésük és MNA-ik jelentősen eltértek egymástól. A fajon belüli hajtás-választásos tesztekben a nemzeti parkból, a juhok által rágott illetve elkerült bokrokról származó hajtást kínáltunk fel a nyulaknak. A két boróka faj közötti választásnál sokkal nagyobb eltérést tapasztaltunk a rágásban, mint a fajon belüli különbségeknél. A naiv nyulak képesek voltak a fajon belüli különbségtételre, a választás mintázata megegyezett a juhoknak a terepen tapasztalt differenciált választásával (2. vizsgálat, Markó et al., 2011a), ugyanis a nyulak a juhok által fogyasztott bokrokról szedett hajtásokból többet ettek, mint a rágatlan bokrokról származókról.

Az eltérés oka feltehetőleg a bokrok közötti minőségi különbségben keresendő. A fajok közötti választáskor nagyobb volt a hajtások minőségbeli eltérése, így ebben a tesztben ez a hatás markánsabban jelent meg, mint a fajon belüli (rágott – nem rágott) választásnál. Az egyes boróka fajok illóolaj-tartalma, valamint azok összetétele is nagy minőségbeli különbségről tanúskodnak (**3.1 táblázat, 3.2 ábra**), amely különbségeket más vizsgálatok is megerősítenek (Adams, 1998; Adams et al., 2006). A nehézszagú boróka illóolajában jóval magasabb az oxigenált monoterpének és a szeszkviterpének aránya, mint a közönséges borókában. A funkciós csoporttal rendelkező monoterpének nagyobb relatív méreganyag tartalma miatt sokkal hatékonyabb védelmet biztosítanak a növények számára, ezért az ilyen anyagot tartalmazó növényeket ritkábban fogyasztják (Schwartz et al., 1980a). A növényfajok fogyaszthatóságának megítélése összetett folyamat, ugyanis az MNA-k minőségbeli eltérései mellett fontos a táplálék kinézete, illata és a szövetszerkezeti felépítése is (Provenza, 1995). A növényevők tápnövényeik közötti választásában ezek a tulajdonságok is közrejátszhatnak.

Érdekes, hogy a teljesen naiv állatok is képesek voltak a fajon belüli különbségtételre a minőségbeli különbségek alapján. A nyulak különbséget tettek a különböző rágottságú bokrok között, amelyek illata eltérő típusba tartozott. Ez arra utalhat, hogy a tápnövény megítélése a

szaglason és ízérzékelésen keresztül egész finom, egyedszintű különbségek kimutatására is alkalmas lehet. A naiv egyedek fogyasztását összevetettük a választásban részt vevő hajtások illóolaj-mintázatával, valamint illatával. Mindkét minőséget jelző változónál kaptunk szignifikáns kapcsolatokat, amelyek szerepet játszhattak a választásban. Az elektronikus-orros mérésnél ellentmondó összefüggéseket kaptunk, mert míg a PC1-gyel negatív, addig a PC2-vel pozitív kapcsolatot kaptunk a fogyasztással. Ebből a tesztből nem tudjuk egyértelműen megmondani, hogy bizonyos illatkomponensek riasztóak vagy csalogatóak voltak a naiv állatok számára, vagy éppenséggel egy rossz és egy kevésbé rossz minőségű, egyéb alternatíva nélküli választásról van-e szó? Bár ez utóbbi érv ellen az szól, hogy egyik egyednél sem tapasztaltunk kizárólagos választást vagy éppenséggel a táplálkozás megtagadását. Feltehetőleg választásos helyzetben mindig az alternatívák mennyisége és minősége fogja eldönteni a döntés kimenetelét (Berec, 2000; Baraza et al., 2006). A választásban megnyilvánuló ellentmondás talán a naiv állatok idegen táplálékkal szembeni neofóbiájával is magyarázható (Van Tien et al., 1999).

Ha az illatok típusait a főkomponensek jellemzik, akkor azt mondhatjuk, hogy a ráगतlan bokrok illata inkább taszítóbb, míg a rágottaké inkább vonzóbb. Sajnos az egyes komponensek egyedi illatát nem ismerjük pontosan és csak feltételezéseink vannak arról, hogy mely komponenseknek van hasonló illata. Korábbi vizsgálatainkból tudjuk, hogy a PC3 változó mögött feltehetően a gyakori és egyben domináns monoterpének állnak, mint például az  $\alpha$ -pinén, a  $\delta$ -3-karén és a szabinén (2. vizsgálat, Markó et al., 2011a). A laboratóriumi naiv állatok hasonló irányú választ mutattak kontrollált laboratóriumi körülmények között, mint a juhok terepen. Ennek hátterében feltehetőleg a generalista növényevők hasonlóan fejlett és érzékeny érzékszervei állhatnak, amelyek hasonló mechanizmusokon keresztül irányíthatják őket a táplálékválasztás döntési folyamataiban (Hudson & Distel, 1999). Ha pontosabb képünk lenne az egyes komponensek illatainak a választásra gyakorolt szerepéről, akkor pontosabban lehetne előrejelezni a választás lehetséges kimenetelét, ugyanakkor mindenképpen bonyolult interakciós kapcsolatokra vagy átfedő ingerületekre következtethetünk (Rozin, 1982; Bradbury, 2004).

Vizsgálatainkban azt feltételeztük, hogy az illóolaj mennyisége és annak minősége egyaránt befolyásolhatja a választást és a táplálkozás mértékét. Ebben a táplálékválasztásos tesztben az alanyoknak olyan tápot kínáltunk fel, amit előzőleg különböző, mesterségesen összeállított monoterpén-, illetve oxigeneált monoterpén-domináns illóolajjal kezeltünk. A tesztben szereplő állatoknak lehetőségük volt a felkínált táplálék megvizsgálására, hogy annak illata valamint íze alapján döntsenek. A táplálékválasztásos tesztben a fogyasztásban csak az illóolaj mennyiségére vonatkozóan kaptunk szignifikáns összefüggést, míg annak minőségében nem tettek különbséget az állatok. Ez a különbség elsősorban a kis és nagy dózisu oxigenált monoterpénnel kezelt

csoport között jelentkezett. A kontrasztok tesztelésekor különbséget tapasztaltunk a nagy dózísú monoterpének és az ugyanolyan dózísú oxigenált monoterpének között is. A megfigyelés azt mutatja, hogy az összetételtől függetlenül elkerülés tapasztalható a nagy illóolaj-tartalmú táplálékkal szemben, ugyanakkor a fogyasztásban jól tükröződik, hogy az oxigenált monoterpének jelenléte sokkal hatékonyabb a növényevők elriasztásában, mint az általánosan előforduló monoterpének.

A szaglás latenciájában nem kaptunk különbséget az egyes csoportok között, az állatok nem tettek különbséget a felkínált táplálékok felderítésében. Számukra az egyes csoportok látszólag ugyanolyanok voltak (köszönhetően a random elrendezésnek és az egységes kinézetnek) és csak a kínálat feltérképezése után kezdték el a fogyasztást. Feltételezhetően az illat erőssége döntő szerepet játszik a táplálékválasztásban a naiv nyulak esetében, ugyanis az erősebb illat-intenzitást a magasabb illóolaj-tartalommal kapcsolja össze az állat, mint azt már más fajokon végzett vizsgálatok is bizonyították (Narjisse et al., 1996; Augner et al., 1998; Estell et al., 2005). A fogyasztás latenciájában szintén az illóolaj mennyiségét találtuk szignifikánsnak, míg a terpén csoportoknak nem volt kimutatható hatása. Ez az eredmény erősíti a fogyasztás mennyiségében talált összefüggést, miszerint az állat hamarabb fogyaszt a kisebb illóolaj-tartalmú táplálékból.

A laboratóriumi kísérleteink természetesen elég nagymértékű egyszerűsítésekkel rendelkeznek egy terepi rendszerhez képes. Egy közönséges boróka illóolaját 40-nél több monoterpén komponens is alkothatja (Adams, 1998; Adams et al., 2006), míg mi a vizsgálatban csak pár főbb komponenset választottunk ki, és az ezekből összeállított keveréket használtuk fel. A kísérleti beállításunk nem alkalmas a finom komponens-mintázatok közötti, vagy egyeden belüli MNA változatok különbségeinek kimutatására, ugyanis nem veszi figyelembe az összes fellelhető komponens hatásait. A keverékkel azonban nem zártuk ki a főbb komponensek egymással alkotott integrált vagy a feltételezhető szinergista vagy antagonista hatásait (Freeland et al., 1985; Gutierrez et al., 2009). Az eredményeink szerint a mennyiség növelésével egy növény elérheti a növényevőkkel szembeni elkerülést, de az is látszik, hogy a különböző illóolaj csoportok eltérő hatásokkal befolyásolják a fogyasztást.

Korábban nyulakon végzett tápláléktanulási vizsgálatokban az egyéni tapasztalatnak rendkívül fontos szerepet tulajdonítottak a későbbi táplálékválasztásra nézve (Altbäcker et al., 1995). Jelen vizsgálatok teszt alanyai még magzati korukban sem találkoztak a borókához hasonló illóolajos növényvel, így a felkínált táplálékokkal szemben tapasztalatlanok voltak. A kísérletekben arra kerestünk választ, hogy vajon hogyan dönt a növényevő, ha új tápnövényvel találkozik. Tapasztalat hiányában a választás a táplálék illatmintázata alapján történhet, hisz a borókában lévő komponensek mérgező hatásait csak a táplálék elfogyasztása után tudja a

növényhez kapcsolni (Provenza et al., 1992; Provenza, 1996). Eredményeink szerint feltételezhető egy, a generalista növényevőkre jellemző táplálékválasztási döntési mechanizmus, ami felnőttkorban módosul az egyéni tapasztalat alapján, az élőhely környezeti feltételeinek megfelelően (Boissy & Dumont, 2002). A kiskunsági juhok nem voltak a borókával szemben naivak, hisz ezek az állatok jól ismerhették a környezetükben előforduló növényeket és azok várható hatásait. Ezekre a tapasztalatokra a fogyasztás utáni visszacsatolás („postingestive feedback”) rendszeren keresztül tehetek szert (Provenza, 1995).

Érdeemes volna azonban más alternatív hipotéziseket is megvizsgálni a jövőben a különböző komponensek és az állatok táplálkozási preferenciájának kapcsolatában, ugyanis lehetséges, hogy az állatok sokkal jobban tudnak különbséget tenni az eltérő komponens csoportok között, mint az egyes vegyületek között, amik csak akkor válnak dominánssá, amikor egy bizonyos koncentrációt meghaladnak. A gázkromatográfiás méréseink szerint, a különbözően rágott borókák kromatogramjai alapján a nem rágott, illetve a kevésbé rágott egyedek illóolaj komponensei között az volt a különbség, hogy a rágottakban magasabb volt a több szénatom számú terpének aránya. Lehetséges az is, hogy nem molekula specifikus az elkerülés, hanem a különböző komponens csoportok aránya dönti el a fogyasztás mértékét.

Az utolsó táplálékválasztási tesztben az illat és az egyéni tapasztalat szerepét hasonlítottuk össze. Ebben a vizsgálatban kizártuk az ízlelés szerepét és különböző illattal kezelt táplálék csoportokat hoztunk létre, míg a táplálék íze nem különbözött a napi táplálékétól. A kezelés hatására szignifikánsan kevesebb táp fogyott a borókaillatú tápból a kontrollhoz képest. Ezzel szemben az állat korábbi tapasztalata csak marginálisan volt szignifikáns, ami feltehetően az alacsony mintaszámnak köszönhető. Valójában figyelemre méltó ez a jelenség, hisz a borókás tapasztalattal rendelkező állatok fel tudtak idézni egy hetekkel korábban felkínált táplálékot és a várakozásunknak megfelelően elkerülték ezeket. Ezek szerint a tapasztalatnak fontos választást befolyásoló szerepe van a táplálkozásban. Két egymást követő napon történő teszteléskor ugyanolyan eredményt kaptunk az egyes nyulas csoportok között. Ezzel bizonyítható, hogy egy állat választási viselkedése magas repetabilitással rendelkezik. A fogyasztás utáni fiziológiai visszacsatolás („postingestive feedback”) elmaradhatott, mivel csak natúr tápot ettek az állatok, így nem is volt a táplálkozásnak negatív hatása, ezért a naivak továbbra is naivak maradtak, és az új illat nem befolyásolta a későbbi viselkedésüket. Mindenképpen szükséges negatív visszacsatolás az averzió fenntartásához, ami folyamatos megerősítés nélkül lecsökken (Garcia et al., 1966; Provenza, 1995; Baraza et al., 2005). A táplálkozással kapcsolatos tanulást más növényevők is alkalmazzák a mérgezés csökkentése érdekében. Új táplálék típusra való átváltást, vagy egy már fogyasztott tápnövényt elkerülhetnek, ha a szezonális vagy vegetációs hatások miatt az

összetételük megváltozik vagy új táplálék alternatívák jelennek meg (Provenza et al., 1992; Berec, 2000; Baraza et al., 2006). A kecskéknél megfigyelték, hogy néhány óra alatt áttértek ugyanazon *Coleogyne ramosissima* növény friss hajtásainak fogyasztásáról az öregebb hajtások fogyasztására, amelyek kevesebb tápanyagot és csersavat tartalmaztak, de teljes hatásukat tekintve kedvezőbb volt a tápanyag-csersav arányuk (Provenza, 1995).

Mérgező növények fogyasztása általános a növényevőknél, amit már számos esetben dokumentáltak, a fogyasztás akár élettanilag is tükrözheti az ökológiai kényszerekhez történő adaptációt. Dearing munkatársaival (2000) két rokon, de eltérő táplálkozású *Neotoma* fajt hasonlított össze. A specialista *Neotoma stephensi* táplálékának döntő hányadát a *Juniperus monosperma* adta, míg a generalista *N. albigula* számára a boróka a teljes táplálékának csak egy töredéke volt. Az  $\alpha$ -pinén tartalmú táplálékon tartva az állatokat a specialisták szervezete kisebb tömegesökkenést és alacsonyabb vizelet kiválasztást mutatott, mint a generalistáké. A példa jól tükrözi, hogy a generalisták méregtelenítésében és a mérgezés megelőzésében sokkal nagyobb szerepet játszik az MNA-k mennyisége, mint maga a tápanyagtartalom. A kiegyenlített, több fajra szétosztott táplálékbevitel megelőzi, hogy egy-egy méregből egyszerre túl nagy dózis jusson az állat szervezetébe (Freeland & Janzen, 1974; Provenza, 1996; Duncan & Young, 2002). Az illóolajok kvantitatív-típusú védelme vezethetett bizonyos növényevő emlősök generalista táplálkozásmódjához, amivel optimalizálni tudják az energia- és a toxinok bevitelét a hasonló hatású toxinok felhalmozódása nélkül (Mote et al., 2007).

## Köszönetnyilvánítás

A laboratóriumi munkánkhoz az ELTE-TTK, Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék eszközeit használhattuk. A terepi adatgyűjtés és mintavétel a Kiskunsági Nemzeti Park engedélyével történt. A kutatómunkához szükséges forrásokat az NKFP 3–B/0008 2002 pályázat biztosította.



---

## 4. vizsgálat:

### A közönséges boróka illóolaj-tartalmát befolyásoló tényezők

Markó G., Németh I., Gyuricza V., Altbäcker V. (manuscript) Multilevel factors modify the plant chemical defence via essential oil yield in *Juniperus communis*

## Bevezető

A nyitvatermő fajok számos olyan kémiai védekezésen alapuló mechanizmust fejlesztettek ki a raktuk táplálkozó koegzisztáló fajok ellen (Keeling & Bohlmann, 2006), amelyeknek az alapját a változatos szerkezetű és hatásmódú másodlagos növényi anyagcseretermékek (MNA-k) alkotják (Freeland & Janzen, 1974; Miller et al., 2005). A fenyőfélék olyan monoterpénekben gazdag illóolajokkal vannak felfegyverkezve a növényi patogénnel, a fitofág rovarokkal vagy akár a nagytestű emlősökkel szemben (Langenheim, 1994), amely illóolajok erős antibakteriális és antifungális hatásúak (pl.: Angioni et al., 2003; Filipowicz et al., 2003), repellensek vagy toxikusak is lehetnek (Wibe et al., 1998; Rocchini et al., 2000). Az illóolaj keverékének mennyisége illetve kémiai minősége nagy változatosságot mutathat a különböző populációk, az egyes egyedek között, vagy akár az egyeden belül is (Martin et al., 2002; Huber et al., 2005; Miller et al., 2005). Stamp (2003) részletes áttekintő tanulmánya szerint az MNA-kon keresztül megvalósuló kémiai növényi védekezést, illetve azok mechanizmusát a növényi védekezés hipotézis („theory of plant defense”) foglalja össze. Az elmélet számos, egymást kölcsönösen ki nem záró hipotézist foglal magába, amelyek különböző feltételrendszerekből kiindulva próbálnak választ találni a különböző fajok eltérő MNA-inak allokációs mintázatára és annak védekezésben betöltött szerepére. A hipotézisek megegyeznek azokban a fő alapfeltevéseknek, amelyek szerint a növényi védekezés csökkenti a növények állatok általi fogyasztását, illetve a növényevő a fogyasztott faj legfontosabb szelekciós tényezője.

A források általában korlátozottan állnak az egyedek rendelkezésére az élőhelyükön, így egyensúlyt kell teremteniük a saját növekedési rátájuk, a szaporodásuk és a védekező rendszerük fejlesztése között. A fenotipusos védekezés allokációs költsége alhipotézis („allocation cost of phenotypic defense subhypothesis”) predikciói trade-off kapcsolatot feltételeznek a védekezésre fordított források befektetése és a növekedés vagy a szaporodás (Stamp, 2003), vagy akár egyéb életmenet komponensek között, mint például a szaporodás módja, az élettartam és a mérgezőség (Coley et al., 1985; Jing & Coley, 1990; Sutherland, 2004). Tápanyaghiányos vagy extrém

klimatikus élőhelyen az említett trade-off kapcsolatok sokkal erősebben jelentkezhetnek, mint a forrásokban gazdag élőhelyeken (Marion & Houle, 1996).

Bizonyos kétlaki növényfajok esetében a szaporodásba való befektetést az adott faj szaporodási rendszere fogja meghatározni. Számos zárvatermő faj esetében kimutathatóan van különbség a nemek közötti allokációs mintázatban (Opler & Bawa, 1978; Jing & Coley, 1990; Rocheleau & Houle, 2001; Queenborough et al., 2007), de erre a jelenségre a nyitvatermők között is találunk példát. A termős *Juniperus communis* subsp. *alpine* egyedek nemcsak az ivarsejteket hozzák létre, hanem a hozzájuk tartozó áltérmet biomasszáját is, szemben a porzós egyedekkel, amelyek csak az ivarsejteket termelik meg (Ortiz et al., 2002). Tehát a termős borókák sokkal többet fektetnek a szaporodásba, mert számukra az ivarsejteken kívül a tobozbogyók szöveteit is fel kell építeni; és a trade-off kapcsolatnak köszönhetően a porzósokkal szemben sokkal kevesebbet a növekedésbe vagy a túlélés jelentő védekezésbe (Ward, 2007). A nemek között fellelhető differenciális befektetés eltérő növekedési mintázatot, illetve az MNA-k termelése révén eltérő kémiai védelmet eredményezhet (Massei et al., 2006). Amennyiben különbség van a nemek közötti MNA-k allokációjában, akkor a védekezés eltérő erőssége miatt a rájuk ható legelési nyomás is ivarfüggő lesz (Ågren et al., 1999), így populációs szinten több és mérgezőbb porzós egyed előfordulása jósolható (McGowan et al., 2004).

Az életmenet komponensek között fontos szerepe van az egyed élettartamának, hisz a hosszabb életű fajok több utódot tudnak létrehozni. Ugyanazon kétlaki faj eltérő ivarú egyedei különböző életkorban ugyanarra az ökológiai vagy fiziológiai stressz hatására különböző válaszokat adhatnak (Ward, 2007). A *Juniperus communis* maximális életkora könnyen túllépheti a 100 évet (Ward, 1982), bár a szaporodási életkort lassan (mindkét nemnél 10–25 év után) éri el (Falinski, 1980; Ward, 2007). Az első vizsgálatunkban egymástól különböző populációknál kimutattuk, hogy a bokrok túlélése függ a területen élő domináns növényevők jelenlététől (Markó et al., 2008), amelyeknek a hatása megjelenik a koreloszlásban más állományokban talált mintázathoz hasonlóan (Ward, 2007).

A kémiai védekezésre használt MNA-k termelése költséget jelent a termelő számára, így az optimális védekezés hipotézis („optimal defense hypothesis”) indukált védekezés alhipotézisének predikciója szerint a védekezés alacsonyabb szintű, ha nincs jelen a növényevő, míg a növény fogyasztásakor magasabb (Baldwin & Ohnmeiss, 2000). A növényevő okozta szöveti sebzés beindíthatja a védekező rendszert a jelátviteli rendszerének gyors (pár nap) aktiválódása után (Trapp & Croteau, 2001; Martin et al., 2003). Az indukált védekezési rendszer végtermékei a gazdanövényben akumulálódó magasabb mennyiségű MNA-k (Miller et al., 2005). Az indukált védekezés jelentőségét már számos vizsgálatban bemutatták, különösen a fenyőfélék és a rajtuk élő

fitofág rovarok kapcsolatában (Phillips & Croteau, 1999; Trapp & Croteau, 2001; Miller et al., 2005). A gazdanövény megnövekedett MNA mennyiséggel hosszútávon adaptálódni tud a növényevő táplálkozása ellen (Zangerl & Berenbaum, 1990), vagy a magasabb növényevő denzitáshoz (1. vizsgálat, Tsujino & Yumoto, 2004; Markó et al., 2008).

A közönséges boróka (*Juniperus communis*) örökzöld, kétlaki, nyitvatermő bokor (Thomas et al., 2007). A bokor minden része illóolajokban gazdag, ezért ehetetlen és rossz minőségű tápnövénynek számít (Adams, 1998; Angioni et al., 2003). Mindezek ellenére számos gerincesnek jelent fontos táplálékforrást a hajtásaik lerágása és a cukrokban gazdag tobozbogyók elfogyasztása révén, indirekt módon hozzájárulva a magvak térbeli terjedéséhez (Jordano, 1993; García et al., 1999a). A boróka nyújtotta táplálékforrás különösen az alacsony produktivitású élőhelyeken (Provenza et al., 2003; Rogosic et al., 2006b) vagy a téli táplálékhiányos időszakban lehet jelentős (Mátrai et al., 1998). A növényevő emlősök mellett, a boróka számos fitofág rovarnak is táplálékot nyújt (Thomas et al., 2007), amelyek közül a boróka pajzstetű (*Carulaspis juniperi*, Hemiptera: *Diaspididae*) számít a legjelentősebbnek. Megjelenése Európában gyakorinak számít (García, 1998; Ülgentürk et al., 2004; Graora et al., 2010), akárcsak hazánkban (Kocsis & Ördög, 1994). Szívogatásával a tűleveleken, a hajtásokon, illetve a tobozbogyókon klorotikus foltokat, alacsony növekedést, levélhullást okoz, szélsőséges esetben az ágak vagy akár a teljes bokor kiszáradását eredményezheti (Graora et al., 2010).

A *Juniperus communis* a magyarországi homoki, alacsony produktivitású nyáras-borókás társulások domináns fás szárú növénye, fontos szerepet tölt be a helyi növény-növényevő kapcsolatokban (Kertész et al., 1993). A boróka illóolaj-tartalombeli varianciája differenciális választ válthat ki a rajta táplálkozó növényevőkkel szemben (1. vizsgálat, Schwartz et al., 1980a; Markó et al., 2008), ezért alkalmas lehet a növényi védekezés hipotéziseinek tesztelésére, mind egyedi, mind pedig populációs szinten. A kétlakisége miatt különleges figyelmet fordíthatunk a nemek közötti különbségre; a növekedés és a növényi védekezés között lévő trade-off kapcsolatok vizsgálatára is.

Jelen munkában két fő cél köré csoportosítottuk a kérdéseinket. Először is tesztelni kívántuk az illóolaj-mennyiség és a főbb növényi életmenet komponensek között (életkor, ivar, méret, egyeden belüli MNA változatosság) húzódo trade-off kapcsolatot, valamint a boróka pajzstetvek fertőzöttségének hatásait. Továbbá különbséget feltételeztünk a nemek és az egyes populációk között a növekedési rátában, a várható maximális életkorban, illetve az ivararányban is, mint megjósolható következményének a növényevők hosszútávú szelekciós hatásának. A vizsgált faktorok hatásain kívül kíváncsiak voltunk, hogy vajon melyik növényi védekezési hipotézis – a

fenotípusos védekezés allokációs költsége alhipotézis vagy az indukált védekezés alhipotézis – illeszkedik jobban a vizsgált rendszerünkre.

## Anyag és módszer

### *Terepi mintavétel*

A terepi vizsgálatokat a Kiskunsági Nemzeti Park különböző borókásaiban végeztük el. Az egyes populációk elnevezése a legközelebbi települések nevei alapján történt: Orgovány (46°47'28"N; 19°27'14"E), Bugac (46°39'11"N; 19°36'18"E) és Bócsa (46°38'56,99"N; 19°27'23,86"E). A magyarországi nyáras-borókás társulásokról valamint az élőhely jellemzéséről pontos leírást kaphatunk korábbi munkákból (Kertész et al., 1993).

Az illóolaj-tartalom meghatározásához az egyes populációkból véletlenszerűen kiválasztottunk ki fiatal és felnőtt *J. communis* egyedeket. A mintákat télen gyűjtöttük (2005 január), amikor a porzós és termős ivarok egymástól jól elkülöníthetők. A fiatal és a felnőtt bokrok definiálásánál García és munkatársai (1999b) munkáját vettük alapul. A fiatal bokrok nem érték el az 1 métert. Ezek az egyedek kis lombmennységgel rendelkeztek, ezért a hajtás mintákat a teljes növényről, véletlenszerűen szedtük. A *J. communis* egyedek csak 15–20 éves korukra válnak szaporodóképessé (Ward, 2007), ezért a magoncok illetve a fiatal bokrok pontos és megbízható, terepen történő ivarmeghatározása nem volt lehetséges a morfológiai bélyegek (tobozbogyók, porzós virágok) hiánya miatt. A felnőtt egyedek mindig magasabbak voltak 1 méternél és ezeket is véletlenszerűen választottuk ki kortól, mérettől és az ivartól függetlenül. A felnőtt bokrok esetében az egyeden belüli varianciát is meg tudtuk állapítani azzal, hogy különböző magasságokból vettünk hajtásmintát (alsó: 0–0,5m; középső: 0,5–1,2m; felső: 1,2–2m). Az egyedenként egy magassági szintről gyűjtött végálló hajtások külön mintavételi egységet alkottak, amiket egyedi azonosítóval láttunk el. Mind a fiatal, mind pedig a felnőtt egyedek mintavételénél meghatároztuk a pajzstetvességgel (*Carulaspis juniperi*) való fertőzöttséget is (fertőzött/nem fertőzött). Az illóolaj-tartalom meghatározását, valamint a többi kovariáns (életkor, ivar, magasság) mérését az első vizsgálatnál (lásd még: Markó et al., 2008) leírtak szerint végeztük el. Az illóolaj-tartalom meghatározásában szereplő egyes boróka populációk fiatal és felnőtt egyedeinél mért leíró jellegű paramétereket az **4.1 táblázatban** foglaltuk össze.

Az egyes boróka populációk ivararányának kiszámolásához az első vizsgálat koreloszlásához alkalmazott felmérés adatsorát használtuk fel. Ebben a felmérésben mindhárom

boróka populációból véletlenszerűen kiválasztottunk mintavételi területeket ( $N = 5\text{--}5$  populációnként), ahol megmértük a borókák ( $N = 100\text{--}100$  mintavételi helyenként) törzsátmérőjét, magasságát és az ivarát. Ha a bokrot nem tudtuk külső morfológiai bélyegek alapján egyértelműen meghatározni, hogy porzós vagy termős, akkor azt egy külön kategóriába soroltuk („ismeretlen”).

Populáció	Korcsoport	N	Életkor (év, átlag $\pm$ SE)	Magasság (m, átlag $\pm$ SE)	Ivararány ( $\sigma^{\circ} / \varphi$ ) (átlag $\pm$ SE)
Bugac	Fiatál	10	7,45 $\pm$ 2,66	0,82 $\pm$ 0,25	
	Felnőtt	16	44,15 $\pm$ 9,40	3,87 $\pm$ 0,97	1,43 $\pm$ 0,38
Bócsa	Fiatál	10	7,74 $\pm$ 2,01	0,95 $\pm$ 0,18	
	Felnőtt	17	38,15 $\pm$ 11,34	4,15 $\pm$ 1,07	1,55 $\pm$ 0,56
Orgovány	Fiatál	10	7,11 $\pm$ 2,38	0,80 $\pm$ 0,29	
	Felnőtt	15	39,68 $\pm$ 10,98	3,58 $\pm$ 1,04	1,05 $\pm$ 0,36

**4.1 táblázat** Az egyes élőhelyeken mért fiatal és felnőtt bokrok főbb tulajdonságainak összefoglaló táblázata. Az egyes sorokban az egyes boróka populációk korcsoportonkénti átlagait tüntettük fel a standard hibával (SE). A táblázat oszlopaiban feltüntettük az adott csoportok minta méretét (N), becsült életkorát, mért magasságát és a populációs ivarárányt.

### Statisztikai analízisek

Általános lineáris kevert modellt (GLMM) használtunk, hogy vajon mely életmenet, morfológiai változók befolyásolhatják a bokrok illóolaj-tartalmát, figyelembe véve a *Caruluspis juniperi* fertőzősítés lehetséges hatásait is. Az adatokat külön elemeztük a fiatal és a felnőtt egyedekre a mintavételi különbségek miatt. Mindkét esetben az illóolaj-tartalom volt a függő változó. Mivel a magasság és az életkor szignifikánsan korrelálnak egymással (Spearman-féle rang korreláció:  $R = 0,764$ ;  $p < 0,001$ ), ezért nem szerepeltettük együtt a komplex modellben. A magasság és az ivar kapcsolatát egy külön modellben teszteltük. A felnőttek esetében az életkor kováltozóként szerepelt a modellben, míg az ivar, a vertikális szint, a kártevővel való fertőzősítés és az élőhely faktorokként szerepeltek.

A fiatal egyedek esetében az életkor szintén kováltozóként volt jelen a modellben, míg a kártevővel való fertőzősítés és az élőhely faktorokként szerepeltek. Mindkét modellben az egyes boróka egyedek jelentették a random faktort.

A populációs ivarárány megállapításához szintén GLMM-et használtunk, ahol az ivar és az élőhely fix faktorként szerepelt, illetve ezek interakciója is. Random faktorként az egyes mintavételi területek szerepeltek.

Ha egy faktor vagy kovariáns szignifikáns hatást mutatott, a modellbe tettük a szignifikáns hatások közös interakcióját is. Minden GLMM elemzésben egyenkénti kihagyásos („backward stepwise”) modellszelekciós eljárást alkalmaztunk. A nem szignifikáns hatásokat (faktor, kováltozó ill. interakció) egyenként, csökkenő sorrendben távolítottuk el, majd a végleges

modellbe az eltávolított változókat egyenként visszaléptettük a releváns statisztikai eredmény érdekében. Egyes változók nem mutattak normális eloszlást: a fiatalok életkorára logaritmikus transzformációt alkalmaztunk, míg a felnőttek illóolaj-tartalmára négyzetgyök transzformációt.

A boróka populációk porzós és termős egyedeinek magasság és életkor kapcsolatának statisztikai elemzéséhez nemlineáris kevert modellt használtunk maximum likelihood módszerrel. Minden statisztikai elemzésünkhöz az R statisztikai csomagot (R Development Core Team; verzió: v2.12.2, R Foundation for Statistical Computing ISBN 3–900051–07–0) használtuk.

## Eredmények

A felnőtt borókák illóolaj-tartalmát szignifikánsan befolyásolta az egyed ivara, életkora, a hajtások vertikális elhelyezkedése és a *C. juniperi* általi fertőzöttsége, míg az élőhelynek valamint a bokor magasságának nem volt kimutatható hatása. Az interakciók közül csak a pajzstetvekkel való fertőzöttségnek és a szintnek (boróka alja, közepe, teteje) volt szignifikánshoz közeli hatása, míg a többi interakció hatása nem volt kimutatható (**4.2 táblázat**). A porzós bokrok illóolaj-tartalma magasabb volt, mint a termősöké (**4.1 ábra**). Szintén magasabb illóolaj-tartalmat találtunk a fertőzött egyedek esetében is (**4.1 ábra**, **4.2 ábra**). A különböző szintekről szedett minták is kimutathatóan eltértek egymástól úgy, hogy a legalacsonyabb illóolaj-tartalommal az alsó hajtások rendelkeztek, míg a legtöbbet a felsők tartalmazták (**4.1 ábra**). A bokrok öregedésével az illóolaj-tartalom folyamatosan csökkenő tendenciát mutatott a felnőttek esetében (**4.3 ábra**).

	F-érték	d.f.	p
Ivar	10,18	1, 45	0,002 **
Pajzstetű	4,89	1, 90	0,029 *
Szint	10,65	2, 90	0,0001 ***
Életkor	9,15	1, 45	0,004 **
Élőhely	0,09	2, 43	0,908
Pajzstetű × Szint	2,58	2, 88	0,080
Pajzstetű × Ivar	0,06	1, 89	0,803
Pajzstetű × Életkor	0,83	1, 89	0,363
Ivar × Szint	0,53	2, 88	0,587
Ivar × Életkor	2,73	1, 44	0,105
Szint × Életkor	0,58	2, 88	0,557
Random			0,0001 ***
AIC	-203,39		

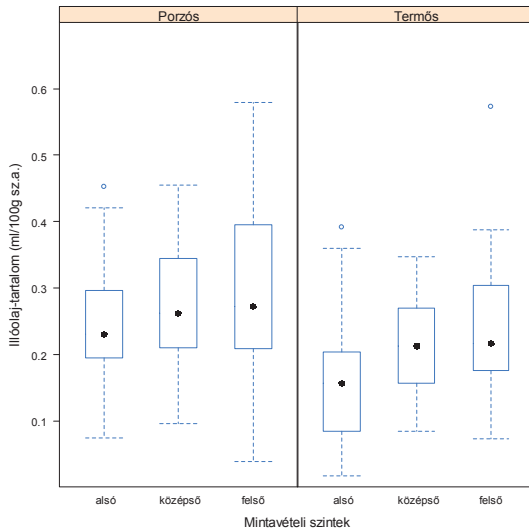
**4.2 táblázat** A táblázat a felnőtt bokrok illóolaj-tartalmát befolyásoló tényezők GLMM analíziseinek F-statisztikáját mutatja be. A csillagok a faktorok szignifikancia szintjét jelzik (\* –  $p < 0,05$ ; \*\* –  $p < 0,01$ ; \*\*\* –  $p < 0,001$ ).

A felnőtt bokrok esetében külön elemeztük a magasság és az ivar kapcsolatát az illóolaj-tartalomra, amit a **4.4 ábrán** ábrázoltunk ( $AIC = -199,65$ ). Az ivar hatása ebben az elemzésben is szignifikáns volt ( $F_{1,44} = 9,33$ ;  $p = 0,003$ ), de a magasságnak nem volt kimutatható hatása ( $F_{1,44} = 1,98$ ;  $p = 0,165$ ), viszont a két hatás interakciója szintén szignifikáns eredményt mutatott ( $F_{1,44} = 4,58$ ;  $p = 0,037$ ). Ez azt jelenti, hogy a magasságnak nincs közvetlen hatása az illóolaj-tartalomra, hanem indirekt módon a nemen keresztül hat. A porzós egyedek esetében negatív kapcsolatot találtunk a magasság és az illóolaj-tartalom között, míg a termőseknél ilyen kapcsolatot nem tudtunk megfigyelni.

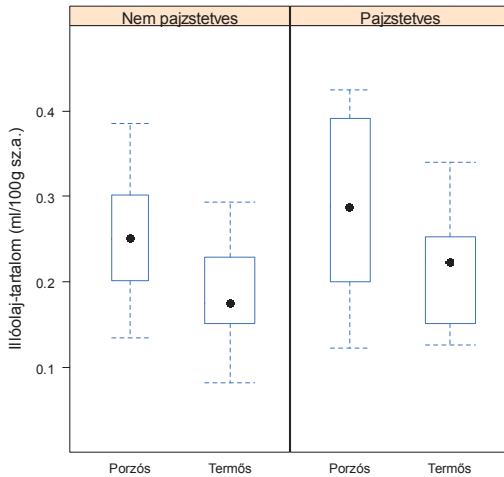
A fiatal bokrok életkorának szintén volt hatása az illóolaj-tartalomra, viszont a felnőttéktől eltérően pozitív kapcsolatot figyeztünk meg. Tehát minél idősebb volt egy fiatal egyed annál több illóolajjal rendelkezett. A pajzstetvekkel velő fertőzöttségnek nem volt kimutatható hatása az illóolaj-mennyiségre, bár a szignifikancia-szinthez közeli eredményt kaptunk (**4.3 táblázat**).

	F-érték	d.f.	p
Életkor (log)	6,47	1, 28	0,016 *
Pajzstetvek	3,47	1, 28	0,073
Élőhely	1,07	2, 28	0,357

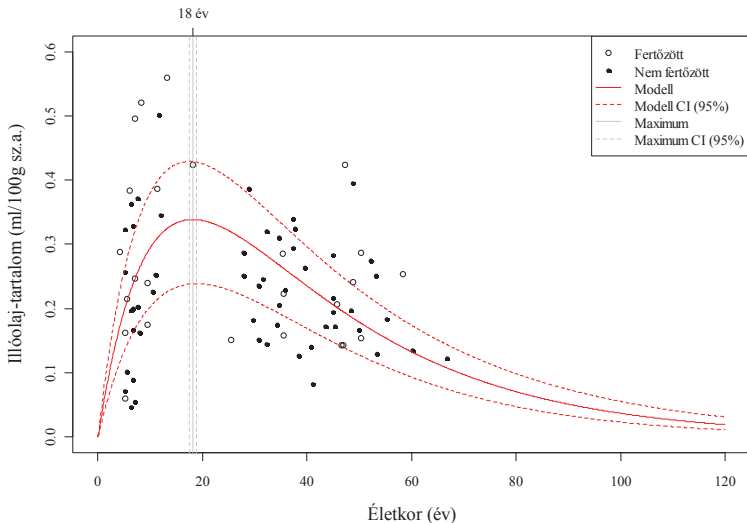
**4.3 táblázat** A táblázat a fiatal bokrok illóolaj-tartalmát befolyásoló tényezők GLMM analíziseinek F-statisztikáját mutatja be. A csillagok a faktorok szignifikancia szintjét jelzik (\* –  $p < 0,05$ ). A modell F-statisztikája:  $F_{1,28} = 6,47$ ;  $R^2 = 0,187$ ;  $p = 0,0167$ .



**4.1 ábra** A diagram a különböző magasságban lévő hajtások illóolaj-tartalmát ábrázolja a porzós és termős egyedeknél. Az illóolaj-tartalmat Whiskers diagramon ábrázoltuk, ahol leolvasható a teljes adattartomány (szaggatott vonal), az interkvartilis tartomány (téglalap) és a medián (●).

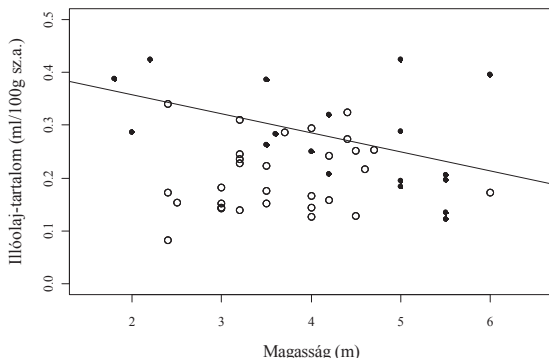


**4.2 ábra** A diagram a felnőtt pajzstetvekkel fertőzött és nem fertőzött bokrok ivaronkénti illóolaj-tartalmát ábrázolja. Az illóolaj-tartalmat Whiskers diagrammal ábrázoltuk, ahol leolvasható a teljes adattartomány (szaggatott vonal), az interkvartilis tartomány (téglalap) és a medián (●).



**4.3 ábra** Az illóolaj-tartalom és az életkor lognormális eloszlású összefüggése a fiatal és a felnőtt egyedeknél a *Carulaspis juniperi* fertőzöttség szerint (○ – fertőzött; ● – nem fertőzött). A borókák becsült elméleti lognormális eloszlását folytonos vonallal ábrázoltuk a hozzá tartozó 95%-os konfidencia intervallumokkal. A becsült elméleti maximumot egy függőleges egyenes vonallal ábrázoltuk a hozzá tartozó 95%-os konfidencia intervallumokkal.

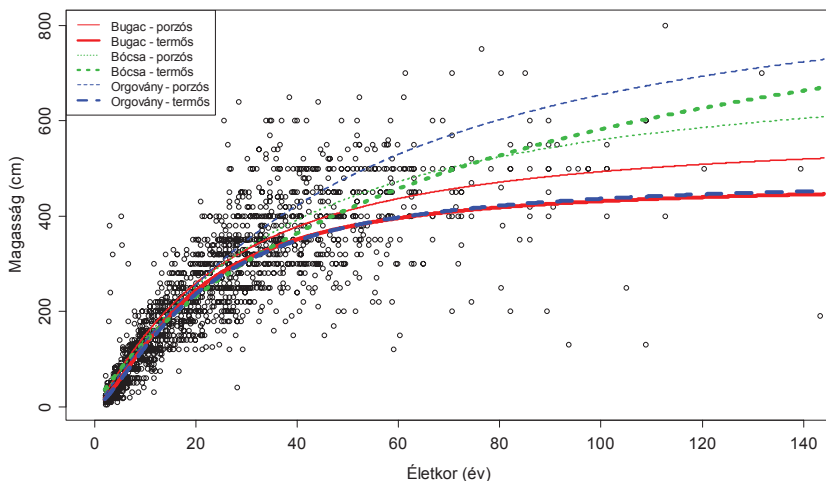




**4.4 ábra** A szórásdiagram a porzós (●) és a termős (○) bokrok magasságának és illóolaj-tartalmának kapcsolatát ábrázolja. A regressziós egyenes a porzós egyedek szignifikáns magasság és illóolaj-mennyiség közötti összefüggését mutatja.

Közös ábrán ábrázolva a fiatal és felnőtt bokrok illóolaj-tartalmát és életkorát lognormális eloszlást kapunk, ahol a legmagasabb csúcs 18 éves kor körül található (**4.3 ábra**). Jelen összefüggés szerint a bokrok az első 20 évükben gyors allokációt folytatnak az illóolaj-mennyiségük növelésére, majd a szaporodási életkor elérése után a védelem biztosítása után az erőforrásaikat a növekedésre fordítják. A modell előrejelzése szerint a 100 évesnél idősebb bokrok illóolaj-mennyisége a nullához közelít, bár ezeket a számításokat konkrét adatokkal nem tudtuk megerősíteni.

A borókák növekedésének populációs szintű vizsgálatakor a borókák magassága és életkora közötti összefüggés egy maximumhoz közelítő telítődési görbe (**4.5 ábra**). Az egyes populációk, az ivarok, valamint ezek interakciója szignifikánsan különböztek egymástól az aszimptotában, viszont a növekedés mértékében nem kaptunk különbséget (**4.4 táblázat**). Az egyes ivarok közötti populációs aszimptoták közül a juhok által rágott orgoványi borókásban volt a legnagyobb a borókák magassága, majd utána következett a nyulak által rágott bugaci borókás. A bócsai területen, ahol semmiféle rágást nem tapasztaltunk, az ivarok közötti különbség gyakorlatilag nem volt megfigyelhető. A korábbi tapasztalatoknak megfelelően ebben a felmérésben is azt kaptuk, hogy a porzós egyedek magasabbra nőnek a termősöknél.

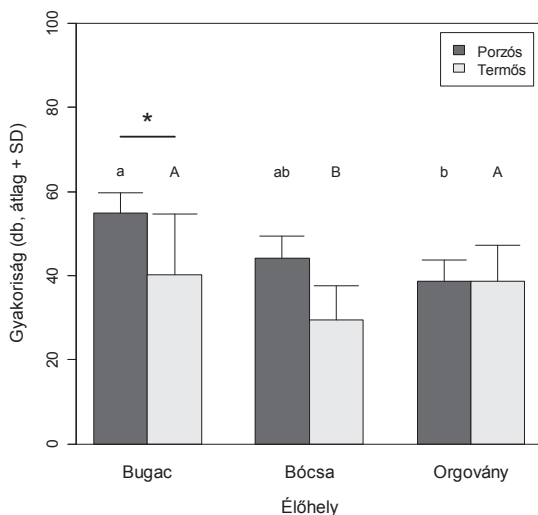


**4.5 ábra** A szórási diagram a vizsgált boróka populációk porzós és termős egyedeit mutatja be a magasság és az életkor összefüggésében. Az egyes élőhelyek ivaronkénti összefüggései mind telítődési görbét mutatnak.

	F-érték	d.f.	p
p1 Ivar	176,387	1, 1451	<0,0001 ***
p1 Élőhely	48,206	2, 1451	<0,0001 ***
p1 Ivar × Élőhely	11,788	2, 1451	<0,0001 ***
p2 Ivar	0,914	1, 1451	0,3391
p2 Élőhely	1,209	2, 1451	0,2988
p2 Ivar × Élőhely	0,090	2, 1451	0,9143
AIC	16879,57		

**4.4 táblázat** A táblázat a felnőtt porzós és termős bokrok életkor és magasság közötti összefüggések statisztikai tesztelését mutatja be az egyes élőhelyek szerint. Az eloszlás aszimptotájának (várható maximális magasság) tesztelését p1–gyel jelöltük, míg a konstans arányának természetes logaritmusának tesztelését (növekedési arány) p2–vel jelöltük. A szignifikáns összefüggéseket csillagokkal jelöltük (\*\*\* –  $p < 0,001$ ).

A különböző boróka populációk ivareloszlását vizsgálva a porzós és termős egyedek száma között szignifikáns különbséget kaptunk ( $F_{1,15} = 9,05$ ;  $p = 0,008$ ), az egyes élőhelyek között is ( $F_{2,15} = 5,22$ ;  $p = 0,018$ ), akárcsak az interakciójukban ( $F_{2,15}=3,73$ ;  $p = 0,048$ ). A random faktor hatása nem volt szignifikáns ( $p = 0,99$ , teljes modellre vonatkoztatott AIC=237,54). A bugaci és a bócsai területeken szignifikánsan magasabb volt a porzós egyedek száma, míg az orgoványi területen a két ivar nem különbözött egymástól (4.6 ábra).



**4.6 ábra** Az oszlopdiagram az egyes élőhelyeken élő porzós (sötét) és termős (világos) bokrok átlagos gyakoriságát ábrázolja a hozzájuk tartozó szórásokkal (SD). Az egyes élőhelyen belül kimutatható ivari különbségeket csillaggal (\* –  $p < 0,05$ ), míg az ivaron belüli élőhelyek közötti szignifikáns különbségeket betűkkel (porzósok: kis betű, termősök: nagy betű) jelöltük.

## Értékelés

Jelen munkánkban a közönséges boróka illóolaj-mennyiségének egyed- és populációs szintű eloszlásmintázatát vizsgáltuk. Kíváncsiak voltunk arra, hogy az egyes életmenet komponensek, valamint a borókán élő pajzstetvek jelenléte hogyan befolyásolja az egyedi illóolaj-mennyiséget, illetve ezen hatások populációs szintű megjelenését. Az eredményeink szerint a borókák ivara, a hajtások vertikális helyzete, az életkora, illetve a pajzstetvekkel való fertőzöttsége is fontos befolyásoló tényezők a borókák illóolaj-tartalmában. Az ivarhoz kötődő tulajdonságok egyedi és populációs szinten is különbözhetnek. Egyedi szinten a bokr növekedésében a két ivar eltérhet egymástól, míg populációs szinten az ivari különbség az ivararányban jelenik meg és hatással lehet a populáció várható maximális életkorára is.

A fenotípusos védekezés allokációs költsége alhipotézis predikciói szerint az illóolajokban gazdag, kétlaki, közönséges boróka szaporodásba való befektetése várhatóan úgy fog különbözni az egyes ivarok között, hogy a termősöknek magasabb lesz a ráfordítási költsége (Ortiz et al., 2002; Massey et al., 2006; Ward, 2007). Eredményeink szerint a vizsgált boróka populációinkban is megfigyelhető a hipotézis által jósolt, ivarok között előforduló mintázati különbség, ugyanis a felnőtt porzósok jelentősen több illóolajjal rendelkeztek, mint a termősök. A növény magassága és az illóolaj mennyisége között az ivaron keresztül megvalósuló indirekt kapcsolatot találtunk (**4.4 ábra**). Az egyes ivarokra lebontott kapcsolat elemzések az találtuk, hogy csak a porzósoknál volt kimutatható a magasság és az illóolaj-mennyisége közötti trade-off kapcsolat, míg a termősöknél ez az összefüggés nem jelent meg. A populációnkénti magasság-ivar kapcsolatának elemzésekor is hasonló tendenciát találtunk. A porzós egyedek magasabbak voltak a termősöknél, de az ivarok magasságbeli szétválása csak felnőtt korban (20 év körül) kezdődik el és csak a növényevők által rágott borókásokban (Bugac, Orgovány) volt mindez megfigyelhető (**4.5 ábra, 4.4 táblázat**).

A kétlaki fajok termős egyedeinek viszonylag nagyobb reprodukciós költsége van a porzósokhoz képest, mert a termősöknek a virágképzésen kívül a termés- és magképzésbe is energiát kell fektetni, míg a porzósok csak a virágok kifejlesztésébe alakítanak energiát (Putwain & Harper, 1972; Massey et al., 2006). Ennek megfelelően a porzósok több megtermelt szerves anyagot tudtak a növekedésbe és a növényi védekezésbe fektetni a termősökkel szemben. Egy másik boróka fajnál (*Juniperus communis* var. *depressa*) azt találták, hogy az ivari különbségek nem jelentek meg a növekedés mintázatában, mint ahogy az a hipotézisből prediktálható lenne (Marion & Houle, 1996). Az említett tanulmányban nem mérték az MNA-k mennyiségét, így nem

tudhatjuk, hogy a vizsgált populációknál is megfigyelhető lett volna az ivaron keresztül ható indirekt interakciós hatás a magasság és az illóolaj mennyisége között. Egy másik boróka fajon (*Juniperus oxycedrus macrocarpa*) végzett vizsgálatban a porzós egyedek mind a növekedés gyorsaságában, mind a fenol- és terpén-tartalomban meghaladták a termős társaikat (Massei et al., 2006).

Az ivarok aránya eltérő volt az egyes populációk között, bár a porzós egyedek dominanciája az állományainkban nem alkotott egységes képet. A bugaci öregedő populációban szignifikánsan magasabb volt a porzós egyedek száma, míg a két fiatal (a bócsai és az orgoványi) állományban nem találtunk különbséget az ivarok között. Más vizsgált boróka populációkban általában a porzós egyedek dominanciájáról számolnak be, de ez függhet az állomány korától is (Ward, 1982, 2007). Fiatal boróka populációkban (8–15 éves) általában a porzós egyedek dominálnak (termős-porzós arány: 1:2,5), míg az idősebb állományokban ez az arány sokkal kiegyenlítettebb, és a termősek sokszor túlszárnyalják a porzósokat (1:0,4) (Falinski, 1980). Egy hosszú időtartamú vizsgálatban (Ward, 2007) a termős egyedek kisebb arányban voltak jelen a fiatal állományban (23 éves: 1:1,13) és ez az aránybeli különbség az állomány öregedésével folyamatosan növekedett (46 éves: 1:1,32; 97 éves: 1:1,51; 120 éves: 1:2,10). Más vizsgálatok szintén nem adnak egyértelmű választ az egyes populációk ivararányával kapcsolatban (Marion & Houle, 1996). A termős egyedek viszonylag alacsonyabb élettartama a különböző stresszekkel szembeni alacsonyabb toleranciájukkal, és a hajtásokat fenyegető patogénekkal szembeni kisebb védekezőképességükkel magyarázható.

Az életkornak fontos szerepe van az illóolaj mennyiségében, ami lognormális kapcsolatot mutatott 18 év körülre tehető eloszlás maximummal, amikor a fiatal egyedek eléri a szaporodóképes életkort (Falinski, 1980; Ward, 2007). Egy tápanyaghiányos élőhelyen, ahol lassú a tápanyagok körforgása, olyan fajok jelenléte várható, amelyek lassabban növekednek, hosszabb a leveleik élettartalma, és többet fektetnek a növényi védekezésbe (Coley et al., 1985; Stamp, 2003). Ennek megfelelően a kezdeti növekedésük is lassúbb lesz más fajokhoz képest, és a mérgezőségükkel (pl.: több illóolajjal) védekezhetnek az amúgy alacsony méretű és a növényevők által könnyen hozzáférhető egyedek (Herms & Mattson, 1992; Massei et al., 2006). A közönséges borókák a szaporodóképes korukat követően növelik a növekedésbe és a szaporodásba való befektetés mértékét és ezzel egyidejűleg az illóolaj-termelés csökkentésével a növényi védekezésüket. Ennek hátterében valószínűleg az a trade-off kapcsolat áll, ami a kémiai növényi védelem és a növekedés között tapasztalható (Coley et al., 1985; Jing & Coley, 1990; Stamp, 2003; Sutherland, 2004).

Számos tanulmány igazolja azt, hogy az illóolajok hatékony védelmet nyújthatnak a növényevők, a fitofág rovarok vagy a patogén szervezetek ellen (Langenheim, 1994; Krokene et al., 1999; Angioni et al., 2003; Filipowicz et al., 2003). Az indukált védekezés alhipotézise szerint ez a védelem dinamikusan változhat a szövethárosodás mértékétől függően (Zangerl, 1990; Katoh & Croteau, 1998; Steele et al., 1998). Ezt a folyamatot a növényevő rágása, növényi sebzése indíthatja be, amely hatására a megnő az MNA-k szintje, tápnövényváltásra készítve a növényevőt (Bryant et al., 1992). A korábbi tapasztalatokkal mindenképpen ellentmondásosnak tűnhet az, hogy pont a pajzstetvekkel fertőzött egyedekben mértünk magasabb illóolaj-tartalmat a szívogató rovaroktól mentesekhez képest. A jelenséget két alternatív hipotézissel is magyarázhatjuk, amelyek nem feltétlenül zárják ki egymást. (1) A pajzstetvek eleve a magasabb illóolaj-tartalmú egyedeket preferálják. Specialista rovarok lévén képesek lehetnek magas illóolaj-tartalmú növényeken táplálkozni, és annak toxikus MNA-it elviselni (Hull-Sanders et al., 2007; Arab & Trigo, 2011). (2) Lehetséges, hogy a növény védekező rendszere a szívogatás hatására indul be és mi már a megnövekedett illóolaj-tartalmat mértük a fertőzöttségtől függően. Ha ez utóbbi áll fenn, akkor ez utalhat a *Juniperus communis* indukált védekezésére. A kérdést egy kísérletes megközelítésen alapuló hipotézis teszteléssel lehetne megválaszolni.

A szöveti nedvekkel táplálkozó pajzstetvek az epidermisz alatti szövetek, szállítónyalábok vizes fázisú nedveit szívogatják (Graora et al., 2010). Az apró sebzések és szívogatások beindíthatják a növény védekező rendszerét, megemelve a gyantajáratokban található illóolaj mennyiségét, hasonlóan más fenyőféléknél vizsgáltakhoz (Phillips & Croteau, 1999; Trapp & Croteau, 2001; Martin et al., 2003). A levél gyantajáratai a tülevelek belső szövetrészeiben, közvetlenül a szállítónyalábok alatt helyezkednek el (Güvenc et al., 2011), ezért a rovarok az illóolajjal közvetlenül nem érintkezhetnek. Az illóolaj emiatt nem tudja közvetlenül kifejteni a toxikus vagy repellens hatását olyan formában, mint más fitofág-fenyő fajkapcsolatok esetében (Denno et al., 2000; Miller et al., 2005). Ennek köszönhetően a kémiai növényi védekezés visszacsatolásos része hatástalan maradhat, és a koegzisztencia hosszabb időn keresztül is fennmaradhat. Egy közvetett bizonyíték is erősítheti azt, hogy a szívogató rovarokra az illóolaj-mennyisége a vizsgált tartományon belül hatástalan. A pajzstetvekkel való fertőzöttségben nem volt különbség a két ivar között, pedig a két nem illóolaj-tartalma jelentősen eltért egymástól.

A boróka pajzstetvek a gazdanövény anyagcseréjét és életfolyamatait a táplálkozásokkal közvetlenül és közvetett módon is befolyásolhatják. A szívogatásukkal folyamatosan elvonják annak szerves anyagait, ami akár az ágrész vagy a teljes növény kiszáradásával is járhat (Graora et al., 2010). A pajzstetvek a borókák szaporodási rátájára úgy hathatnak, hogy a szívogatott tobozbogyókban lecsökken az életképes magvak száma (García, 1998), és egyúttal a fertőzött

tobozbogyókat kevésbé preferálják a magterjesztést végző madarak (García et al., 1999a), továbbá a növény egy rossz hatásfokkal működő védekezésbe allokálja az erőforrásait (Fordyce, 2001). Következésképpen az egyed túlélését, illetve szaporodási rátáját befolyásolva a boróka pajzstetvek jelentős szelekciós tényezőként szerepelhetnek, ami még kiélezettebb kölcsönhatásként jelenhet meg az alacsony produktivitású élőhelyeken.

Korábbi eredményeink szerint a juhok elkerülik a magas illóolaj-tartalmú egyedeket (1. és 2. vizsgálat, Markó et al., 2008; Markó et al., 2011a), de hasonló eredményt mutattak más generalista emlősökkel kapcsolatos vizsgálatok is (Schwartz et al., 1980a; Provenza et al., 2003; Rogosic et al., 2006b). A pajzstetvektől eltérő reakció a táplálkozásbeli különbségekből eredhet, mert a generalista emlősök az egész növényi részt, annak teljes illóolaj-tartalmával együtt megeszik, ezért számukra sokkal kifizetődőbb eleve alacsonyabb illóolaj-tartalmú bokrot keresni. Ezt a tényt erősíti McGowan és munkatársainak (2004) munkája is, amiben a juhok a porzós bokrokat kevésbé rágták meg a termősökhöz képest egy kiegyenlített ivararányú populációban. Egy másik populációban nem találtak ivari különbséget a rágottságban, bár a termősök nagyobb arányban pusztultak el az alacsonyabb stressz tűrés miatt (Ward, 2007). A specialista szervezetek jobban képesek tolerálni vagy semlegesíteni az MNA-kat vagy felhasználják ezeket az anyagokat a saját védelmükhöz, szaporodásukhoz, vagy találják meg a gazdanövényüket, vagy éppenséggel a növény ezekkel az anyagokkal csalogathatja magához a fitofág rovarok parazitáit (Dearing et al., 2000; Stamp & Bowers, 2000; Trapp & Croteau, 2001; Keeling & Bohlmann, 2006; Dicke & Baldwin, 2010; Arab & Trigo, 2011). További vizsgálatokra lenne szükség a háttérben húzódó mechanizmusok pontos felderítésére, hogy megismerjük a hosszútávon együtt élő fajok egymáshoz való viszonyát.

A fenotípusos védekezés allokációs költsége alhipotézis predikciói teljesültek a vizsgált populációkban, ugyanis trade-off kapcsolatot találtunk a védekezésre fordított illóolaj-mennyisége és a növekedés között, valamint az ivar, az élettartam és a bokor mérete között, amelyek összecsengenek más vizsgálatok eredményeivel is (Coley et al., 1985; Jing & Coley, 1990; Sutherland, 2004). Habár találtunk az indukált növényi védekezés jelenlétére utaló összefüggéseket, ezeket csak további vizsgálatok igazolhatják. A növényi védekezés mértéke közvetlenül nem csökkentette a *Carulaspis* fertőzöttséget, ami mindkét növényi védekezéssel kapcsolatos alhipotézis egyik alapfeltétele. Ennek oka feltehetően a pajzstetvek sajátos szívogató táplálkozásának köszönhető. A rovarok méretükből fakadóan szelektálni tudnak a különböző minőségű növényi szövetek között, ezzel szemben a nagytestű növényevők erre az aprólékos szöveti szelekcióra nem képesek. Ki kell emelnünk továbbá azt, hogy a pajzstetvek apró méretük ellenére a táplálkozásukkal jelentősen befolyásolhatják az adott boróka egyed kondícióját (Kocsis

& Ördögh, 1994), csökkenthetik a tobozbogyóban található magvak életképességét (García, 1998) illetve a madarak által történő terjesztés sikerességét is (Jordano, 1993; García et al., 1999a), így ennek megfelelően fontos szelekciós tényező lehet a közönséges borókára.

## **Köszönetnyilvánítás**

Köszönjük Péntes Bélának, hogy gyakorlott entomológusként segítségünkre volt a pajzstetvek meghatározásában. Köszönettel tartozunk a Kiskunsági Nemzeti Park munkatársainak a terepi adatgyűjtéseink támogatásában. Jelen munkánk anyagi feltételeit Altbäcker V. kutatási pályázatai (OTKA T 29703; NKFP 3B–0008/2002) biztosították.



---

## 5. vizsgálat:

### A nyúlragás hatásai a borókák körüli gyepe

Markó, G., Ónodi, G., Kertész, M., Altbäcker, V., 2011. Rabbit grazing as the major source of intercanopy heterogeneity in a juniper shrubland. *Arid Land Research and Management* 25, 176–193. (IF: 0,449)

## Bevezető

A világ számos területén, úgy a mediterrán térségben (Fernandes, 2001; Xanthopoulos et al., 2006), mint az USA déli területein (Baisan & Swetnam, 1990; Floyd et al., 2004) és Ausztrália nagy részén (Luke & McArthur, 1978) megtalálhatóak a nagy mennyiségű éghető anyagot termelő bozótos társulások. Ezen élőhelyeken a tájgazálkodási tevékenység egyik fő célja a felgyülemlett biomassza mennyiségének és homogén kiterjedésének csökkentése (Valdecantos et al., 2009), hogy megelőzzék a bozóttüzek kialakulásának esélyét, illetve csökkentsék a természeti katasztrófa mértékét. A tájhasználat foglalkozó szervezeteknek egyre inkább szükségük lesz azokra az ismeretekre, ami alapján az egyes területeket kategorizálni tudják a tűzveszélyességi kockázat és a lehetséges károk súlyossága szempontjából. Ezek a kérdések a konzervációbiológia számára egyre inkább sürgetőbbé válnak a globális klímaváltozás miatt (Dale et al., 2000), amely folyamatok mind az élőhely szerkezetére, mind a tájhasználatra igen erős hatást gyakorolnak (Fernandes & Botelho, 2003).

A bozótos társulások térbeli és időbeli heterogenitása egyaránt befolyásolhatja a tüzek kialakulását és terjedését. A természetes tűzpásztákkal körülvett (pl.: nyílt homok, bolygatott talaj felszín, kriptogámok jelenléte, köves felszín, stb.), és így egymástól elkülönített bokrok, bokorcsoportok kevésbé vannak kitéve a tűzvész terjedésének (Minnich, 1995). A tűz terjedésében elsődleges szerepet játszik a bokros és fás foltok között elhelyezkedő gyeptársulás („intercanopy grass vegetation”) az erdős-sztyepp társulásokban (van Langevelde et al., 2003). A tűz terjedésének sebességét és intenzitását egyszerre határozza meg a vegetáció sűrűsége, foltmérete és minősége (Keane et al., 2002). A növényzet foltos és mozaikos eloszlása abból fakad, hogy a fajok követik az egyes ökológiai forrásokat (pl.: talaj-nedvesség, humusz-tartalom, stb.) térbeli heterogenitását és helyi felhalmozódását, ami az extrém éghajlati körülmények között különösen kiélezett versenyhez vezet az ott élő növénytársulásokban (Adler et al., 2001).

A fás növények lombkoronája különösen fontos tényező az alacsony produktivású társulások mozaikos szerkezetének kialakulásban (Aguiar & Sala, 1999). A nagy termetű fás növények közelében a fény, és így a sugárzás mintázata szintén befolyásolhatja a növényi szervesanyag termelést és vele együtt az éghető anyag felhalmozódását is. Az árnyékolás módosíthatja a mellettük és alattuk élő növények növekedését, morfológiáját, a biomassza felhalmozódását és kompetitív képességét. A fényigényes és árnyéktűrő fajok magoncainak túlélésére és növekedésére különböző módon hat az árnyékolás (Bloor & Grubb, 2003). A fenyőerdők (*Pinus ponderosa*) magasabb és sűrűbben elhelyezkedő egyedei egyaránt csökkentették az aljnövényzetükben élő fűfajok eloszlását és faji diverzitását (Naumburg & DeWald, 1999). Más vizsgálatok ezzel ellentétben, azaz pozitív kapcsolatot találtak a virginiai boróka (*Juniperus virginiana*) és más fajok (*Fraxinus* és *Acer*) magoncai között található térbeli eloszlásban (Meiners & Gorchov, 1998). Egy további tanulmány szerint (Skalova & Krahulec, 1992) pozitív összefüggés van a vörös csenkesz (*Festuca rubra*) klónok és a fölöttük lévő lombkorona szerkezete között is, mert a fényért erős interspecifikus kompetíció lép fel, ami csökkenti az egyedek túlélési esélyeit. Amikor összehasonlították a napsütötte legelők egyedeit az árnyékosabb erdei foltokban élőkkel, változást tapasztaltak a *Festuca pallescens* biomassza felhalmozódásában és a morfológiájában is (Fernández et al., 2004). Az említett közvetett és közvetlen hatások megfigyelhetők voltak a borókás társulásokban is (Schott & Pieper, 1985).

Bizonyos MNA-k a környezetükbe kijutva csökkentik más fajok életműködését, növekedési erélyét és borítottságát, így a szerves anyag felhalmozódását is. Ezt a jelenséget a növényi populációs interakciók tanulmányozása során allelopátiaként definiálták (Rice, 1984). A borókák esetében is felfigyeltek már hasonló jelenségre a bokrok és a velük koegzisztáló fűfajok kapcsolatában. A boróka allelopatikus hatását lombkorona eltávolításos kísérletekkel igazolták (Bates et al., 1998). Hasonló hatást mutattak ki más aromás fajok közelében is, mint például az amerikai zsályánál (*Salvia leucophylla*), illetve a kaliforniai ürömnél (*Artemisia californica*) is, amelyek körül 90cm-es távolságban egyáltalán nem találtak egyéves növényfajokat (Muller et al., 1964; Muller, 1965). A magas illóolaj-tartalmú *Juniperus virginiana* (Meiners & Gorchov, 1998) gátolta a bokrok alatt található magvak csírázását és azok növekedését is (Dudai et al., 1999). A *Juniperus* nemzetségbe tartozó minden faj gazdag monoterpénekkal teli illóolajokban (Adams, 1998; Owens et al., 1998; Koukos et al., 2002; Cavaleiro et al., 2003). A monoterpének olyan allelokemikáliák, amelyek gyakran okoznak fitotoxikus hatást (Muller et al., 1964), és jelentős szerepet játszanak a növénypopulációk egymás közötti interakciójában is (Mahmoud & Croteau, 2002).

A növényevők táplálkozásukkal és egyéb élettevékenységeikkel nemcsak az éghető anyagok felhalmozódását csökkentik a talajfelszínen, hanem egyben a vegetáció szerkezetét is módosítják. A növényevők relatív egyedsűrűsége és faji összetétele képes befolyásolni a rágás vagy a legelés hatását (Mysterud, 2006). A magas növényevő denzitás megnövekedett rágási nyomást eredményez, ami a növények rágottságában is megnyilvánul (Tsujino & Yumoto, 2004). A rágottságban jelentkező növényi preferenciákat legkönnyebben a táplálékösszetétel vizsgálatával, a hullatékban lévő epidermisz maradványok meghatározásával állapíthatjuk meg (Chapuis, 1990; Mátrai et al., 1998). A növényevők meghatározott foltokban élnek, amivel jelentős bolygatásnak és zavaró hatásnak teszik ki az adott folt növényeit. A borókás csoportok szűrő ágai közt búvóhelyet kereső üregi nyúl (*Oryctolagus cuniculus*) előszeretettel ássa be a kotorékát a bokorcsoport közepébe, majd a táplálkozásával és egyéb tevékenységeivel folyamatosan alakítja a bokrok körül élő vegetációt (Villafuerte & Moreno, 1997). A nyúl-hatások csak a borókától pár méteres körzeten belül érvényesülnek, ezért a zavarást kevésbé tűrő fajok csak a nyúlváraktól távolabb tudnak nőni.

Az előzőekben felvázolt problémákat egy terepi vizsgálat keretében próbáltuk megfigyelni, amit a Tatárszentgyörgy község határában fekvő hazai borókásban végeztünk el. A területen található növényzet mozaikos szerkezetű, amit elsősorban a közönséges boróka (*Juniperus communis*) bokorcsoportjai és a bokrok között elterülő nyílt homoki gyepek (*Festucetum vaginatae*) alkot. A homokdűnék gyér vegetációját a nyulak legelték, illetve évszázadokon keresztül juhokkal legeltették egészen a KNP megalakulásáig, 1976-ig, amikortól a védett területeken háttérbe szorult a legeltető gazdálkodás. A társulás különösen érzékeny lett a bozóttüzekre; a park két nagy állománya részlegesen le is égett 1994-ben és 2000-ben. A nyúllegelés csökkenti a tűz terjedését (Ónodi et al., 2008), ugyanakkor egy friss terepi vizsgálat szerint a borókák közötti fűborítás megnövekedett a nyulak eltűnése után (Katona et al., 2004). A kiritkult gyeptakaró alkalmas lehet a tűz természetes akadályozására. A bugaci borókásban korábban megfigyelték, hogy egyes borókák körül kiritkult a gyepek, és az ottani tűz a gazdagabb aljnövényzetű völgyekben terjedt el (Kertész et al., 1993). A bokrok körüli vegetáció borításban jelentkező csökkenés eredendő okai eddig még feltáratlanok, ezért jelen vizsgálatunkban erre próbáltunk meg fényt deríteni.

Három, egymást kölcsönösen ki nem záró alternatív hipotézist fogalmaztunk meg, amelyek magyarázhatják a borókák körüli gyepek kiritkulását.

(1) A gyepek kiritkulásáért a nyulak legelése a felelős. A növényevők jelenlétének hatását úgy teszteltük, hogy összehasonlítottuk a nyulak által elfoglalt borókák körüli növényzet összetételét és borítást a nyúlmentes boróka foltok körüli növényzetével. E hipotézis szerint csak a nyulak által elfoglalt borókák körüli gyepek lesz alacsonyabb a borításuk. A szelektív legelés hatására a

borókák körül elsősorban a fogyasztott növények borítása fog változni, ami a nyúl hulladék analízissel kimutatható.

(2) A növényborításban jelentkező varianciát a különböző fény és hőmérsékleti sugárzással is magyarázhatjuk. A gyepliborítás alacsony lehet a déli oldalon lévő erőteljesebb hőszugárzás miatt, mert ott a növények életkörülményei rosszabbak. Ezzel szemben a bokrok árnyékos északi oldalán megnövekedhet a növényi biomassza és szaporodás a félsivatagos vegetációban. Ilyen hatások direkcionális változásokat idézhetnek elő a növényi borításban és hatásuk akár pár méterre is kiterjedhet a bokor szélétől.

(3) Az edényes növények borítása a borókák allelopátiája miatt is alacsony lehet. A közönséges boróka allelopatikus hatását két módon teszteltük. Terepen a növényborítás méréséből, annak térbeli mintázatából következtethetünk az allelopátia jelenlétére. Tehát ha az allelopátia a felelős a gyeptakaró kiritkulásáért, akkor minden boróka peremén megfigyelhető az alacsony növényborítás, függetlenül a bokrok kitettségétől és a növényevők jelenlététől. Laboratóriumi körülmények között salátamag bioassay vizsgálatot állítottunk be, amivel közvetlenül tesztelhető a boróka hajtásának allelopatikus hatása.

## **Anyag és módszer**

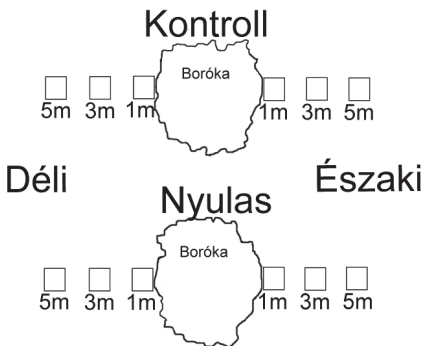
### *A vizsgálat helyszíne*

A vizsgálatot 2006 júliusában végeztük el a Tatárszentgyörgy és Örkény település (Közép-Magyarország) közelében elhelyezkedő erdős-sztyepp társulásban (47°05'56"N; 19°23'47"E). A vegetáció pleisztocén kori, Duna által lerakott meszes és tápanyagszegény (humusz tartalom < 1%) homoktalajon él (ISSS Working Group RB, 1998). Az élőhely jelenlegi társulása a valamikori szél formálta homokdűne rendszerek természetes vegetációja, amit a szárazságtűrő gyeptől, nyárból és közönséges borókából álló fás-bokros csoportok mozaikos elrendeződése alkot. Az élőhely speciális klimatikus és edafikus tulajdonságai miatt sajátossá vált a növények- és az őket fogyasztók faji összetétele (Kertész et al., 1993). A növényfajok az extrém száraz körülmények miatt számos tulajdonságban a félsivatagi körülményekhez alkalmazkodtak (Molnár, 2003). A terület havi átlag hőmérséklete -1.8°C (január) és 21°C (július) közötti tartományban mozog. A talajfelszín hőmérséklete nyáron napközben a borókabokrok közelében az északi árnyékos felén 43°C is lehet, míg a déli oldalon akár a 60°C-ot is elérheti (Almádi et al., 1986; Kertész et al.,

1993). Az éves átlagos csapadék 550mm körülire tehető (Kovács-Láng et al., 2000). Az aszályos időszak általában tavasszal és nyár végén jelentkezik.

A borókák körüli gyeptakaré térbeli heterogenitásának lehetséges okait egy közös kísérleti elrendezésben teszteltük. Hét pár boróka bokrot választottuk ki. A boróka párok egyik tagja mindig egy nyulak által elfoglalt (nyúl várral rendelkező) bokor volt, míg a pár másik tagja egy nyúl nélküli. A nyúlmentes bokrok esetében szigorú feltételként kikötöttük, hogy a bokor környezetében semmilyen nyom (pl.: hullaték dombok, rágási nyomok, kaparások, stb.) ne utaljon a nyulak jelenlegi vagy korábbi jelenlétére. Az allelopátia és az árnyékolás lehetséges hatásainak elkülönítésére minden bokor két oldalán két irányban (északi és déli) helyeztünk el kvadrátokat. A hatások távolságfüggő kimutatása érdekében az  $1\text{m} \times 1\text{m}$ -es kvadrátokat minden bokornál a borókák szélétől kezdődően három távolságban (0–1m, 2–3m, 4–5m) állítottuk fel (**5.1 ábra**). A vegetáció felméréséhez így 84 kvadrátból nyertük az egyes fajok borítási adatait: 2 (növényevő jelenlét)  $\times$  7 (bokros folt)  $\times$  2 (irány)  $\times$  3 (távolság).

A lehetséges zavaró hatások csökkentése érdekében a kiválasztott boróka párok hasonló mérettel (terület és bokor magasság) és kitettséggel rendelkeztek. A párok nyulas tagjait úgy választottuk ki, hogy egymástól minimum 50m-re legyenek, mert ekkora távolság már elegendő ahhoz, hogy az üregi nyulak territóriumra ne fedjen át a nyúlmentes bokrok mintavételi területével (Moreno & Villafuerte, 1995). Az egyes boróka párok kialakítása eredményes volt, mert a felmerülő zavaró tényezőket sikerült kontrolálnunk és nem kaptunk különbséget az egyes csoportok között. A boróka foltok mérete ugyanakkora volt a nyulas illetve nyúlmentes foltokban (páros t-teszt:  $t_6 = -1,45$ ;  $p = 0,19$ ; nyulas átlag =  $281,8\text{m}^2$ ,  $SD=97,3$ ; nyúl nélküli átlag =  $318,6\text{m}^2$ ,  $SD=143,2$ ). A bokorpárok esetében a borókák magasságában szintén nem találtunk különbséget (páros t-teszt:  $t_6 = 1,54$ ;  $p = 0,17$ ). A foltok kitettsége sem különbözött egymástól (déli kitettség  $t_6 = -0,42$ ,  $p = 0,68$ ; északi kitettség  $t_6 = -0,71$ ,  $p = 0,49$ ), sőt a lejtés nagysága és az összes edényes növény borítása között sem találtunk szignifikáns kapcsolatot ( $R = 0,013$ ;  $p = 0,699$ ), így annak varianciája sem volt hatással a vegetációra a vizsgált tartományon belül. Az egyes boróka párok közötti átlagos távolság 477m ( $SD = 518$ , min = 108, max = 1596), míg a legközelebbi boróka folt átlagos távolsága 142m ( $SD = 96$ ) volt. A vizsgálat alatt legjobb tudomásunk szerint nem volt más olyan abiotikus vagy biotikus hatás, amely befolyásolhatta volna az eredményeket.



5.1 ábra A mintavételi eljárás sematikus ábrája. Hét hasonló méretű és elhelyezkedésű boróka foltpárt választottunk ki. A pár egyik tagja tartalmazott nyulvárat (Nyulas), míg a másik foltban nem találtunk semmiféle indikációt a nyulak jelenlétére (Kontroll). Minden egyes bokorpárnál 1m × 1m-es kvadrátokat állítottunk fel északi és déli irányban három különböző távolságban (0–1m, 2–3m, 4–5m) a bokor csöpögő zónájától kezdve. Az egyes foltok minimum 50 méterre voltak egymástól, hogy elkerüljük az egyes nyulvárok közötti átfedést.

### Edényes növények borításának botanikai becslése

Az 1m<sup>2</sup>-es kvadrátokban vizuálisan megbecsültük az egyes növényfajok, az avar, illetve a nyílt homokfelszín relatív borítását, százalékban kifejezve. Ezt követően számoltuk ki az összes edényes növény borítását. A vizuális borításbecslésnek alacsony a várható hibája, ha a kvadrát mérete nagyobb mint 0,06m<sup>2</sup>, ami különösen igaz a tápanyaghiányos élőhelyekre (Klimes, 2003). A különböző megfigyelők között felmerülő hiba elkerülése érdekében az összes kvadrát felvételezését csak egy gyakorlott személy (Markó G.) végezte el.

### NDVI-mérés

A talaj felszínén lévő zöld biomassa becslésére a terepi spektroszkópia módszerét használják, ami egyben alkalmas a vegetáció borításának nem invazívan történő, objektív becslésére (Goodin & Henebry, 1998; Kertész et al., 2001; Ónodi et al., 2006). A jelen vizsgálatban egy Cropscan MSR87 multispektrális radiométert (Cropscan Inc.®) használtunk. A felszínen található zöld biomassa mennyiségének megbecsléséhez NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) értékeket számoltunk az eszköz vörös és közeli infravörös (near-infrared; NIR) érzékelő szenzorjaiból érkező adatok alapján. Az NDVI értékét elsősorban a levélfelületi index (LAI - Leaf Area Index) határozza meg (Roujean & Breon, 1995). Az árnyékban lévő kvadrátok kivételével minden kvadrátban meghatároztuk az NDVI értéket, mert csak a napsütötte felületekről érkező fényt lehet megbízhatóan mérni.

### *A nyulak táplálék-összetételének meghatározása*

A legelés differenciális hatásainak megértéséhez meghatároztuk az üregi nyulak növényi táplálék-összetételét. A növényborítás felvételezésekor minden nyulas bokornál egyúttal 5 db friss nyúl hulladékot gyűjtöttünk be kolóniánként. A hulladékok különböző ürülékdombokról származtak, amelyek legfeljebb 10 méterre voltak a kotoréktól, így kerültek el a szomszédos kolóniákkal való esetleges átfedést. Ennek megfelelően 35 nyúlbogyt (7 nyulas boróka  $\times$  5 nyúlbogyo) gyűjtöttünk be a táplálék-összetétel meghatározásához. Az egyes nyúlbogytokat tartalmazó tároló fiolákat egyedi azonosítóval láttuk el és az elemzés megkezdéséig fagyaszttva tároltuk  $-20^{\circ}\text{C}$ -on.

A tápanyagösszetétel meghatározásához mikrohisztológiai hulladék-elemzést végeztünk, követve Katona és Altbäcker (2002) részletes metodikai útmutatóját. Minden egyes bogyóból hasonló mennyiséget (kb.: 0,01g) vettünk ki és dolgoztunk fel. A vett mintát kémsőbe tettük és 1ml 20%-os salétromsavas oldatban a forrástól kezdve 1 percig főztük. A főzést követően az epidermisz darabkákat egy tárgylemezre tettük 0,1ml 87%-os glicerinnel, amit 0,05ml 0,1%-os Toluidine-Kék festékkel megfestettünk. A tárgylemezeket kódszámmal láttuk el, majd fedőlemezzel lezártuk. Az így elkészült tárgylemezeket mikroszkóp segítségével 160-szoros nagyítással, szisztematikusan végig pásztáztuk, és nyúlbogyo mintánként 100–100 epidermisz darabkát határoztunk meg. A meghatározáshoz egy referencia gyűjteményt állítottunk össze a tatárszentgyörgyi borókásban fellelhető növényfajokból egy korábbi módszertani útmutató alapján (Mátrai et al., 1986). Az egyes növényfajok arányát az epidermisz darabkáinak relatív gyakorisága alapján határoztuk meg. A kapott gyakoriságokat kolóniánként, faj szinten átlagoltuk, és megkaptuk az egyes kolóniák átlagos táplálékösszetételét.

### *A legelés hatása*

A legelés hatását két eltérő módon elemeztük. Az első összehasonlításban az egyes kolóniák táplálék összetételét összehasonlítottuk a saját környezetükben élő növényi kínálattal. A nyulas bokroknál hat kvadrát borításadatának fajonkénti átlaga jelentette a kínálatot, míg a fogyasztást a kolóniánként összegyűjtött 5–5 nyúlbogyo átlaga adata. A két származtatott érték között jelentkező hasonlóság mértékét Renkonen-féle hasonlósági index-szel vetettük össze a fő csoportokon belül (egyszikű, kétszikű, nyitvatermő) és az egyes fajok esetében (Hurlbert, 1978).

Az edényes növények borítás-adatait aszerint csoportosítottuk, hogy az adott kolóniánál az adott fajt a nyulak fogyasztották-e vagy sem. Ezen számolt borítási értékek alapján hasonlítottuk össze a nyulas illetve a nyúl nélküli bokorpárok borítását a növényevő jelenléte illetve a bokortól való távolság függvényében.

### **Salátamag bioassay**

A *Juniperus communis* lehetséges allelopátiás hatását csírázó salátamagvakon teszteltük laboratóriumi körülmények között. Három csoportot hoztunk létre (avar, friss ág, kontroll) és minden kezelést ötször ismételtünk meg. Minden csoportba 20–20 salátamagot helyeztünk el a Petri-csészékbe ( $d = 9\text{ cm}$ ) 2 mm vastag Whatman-típusú szűrőpapírra. Az avar kezeléshez hozzávetőlegesen 1 g boróka avart (főleg tüleveleket) helyeztünk el a magok mellé. A friss ág kezeléshez 1 g tömegű frissen levágott boróka ágat helyeztünk el a magokhoz, míg a kontroll csoporthoz nem tettünk semmit sem. A salátamagvak csírázását 4 ml desztillált víz hozzáadásával indítottuk be. A Petri-csészéket a lezárást, illetve az egyedi jelölést követően fitotronba helyeztük, ahol a csírázó magvak számára állandó hőmérsékletet ( $23 \pm 1^\circ\text{C}$ ) és teljes sötétséget biztosítottunk. 72 óra elteltével meghatároztuk a magvak csírázási százalékát, és milliméter pontossággal lemértük a csíranövények gyökérhosszát.

### **Statistikai analízisek**

Az összes edényes növény borítását általános lineáris kevert modell (GLMM) segítségével elemeztük, ahol fix faktorok a növényevők jelenléte, a bokortól való távolság, illetve az irány volt, míg a borókás folt random faktorként szerepelt. A 0–1 m-es zóna részletesebb elemzéséhez külön modelleket futtattunk az egyes borítási típusok szerint (egyszikűek, kétszikűek, homok, avar és kriptogám). Az analízisekben itt is fix faktorként szerepelt a növényevők jelenléte és az irány, míg a folt random faktorként szerepelt.

Az NDVI mérés eredményeit Nested Design ANOVA-val értékeltük ki. Mivel az NDVI-értékeket nem tudtuk az árnyékos kvadrátokban megmérni, ezért az 1 m-nél mért északi kvadrátok illetve két másik kvadrát adatai nem szerepeltek az analízisben. Emiatt az északi oldalon csak a 3 m és 5 m, illetve a déli oldalon az 1 m, 3 m, és 5 m-es kvadrátok szerepeltek a hét borókapárnál.

A növényi kínálatot a táplálék összetétellel szintén GLMM-lel hasonlítottuk össze. A növényevők jelenléte és a kvadrátok bokortól való távolsága fix faktorként szerepeltek, míg a boróka folt random faktorként. Az irányultságnak nem volt szignifikáns hatása az összes edényes növény borításban, ezért ez a faktor nem szerepelt ebben az analízisben.

A növényfajok számának összehasonlításához a GLMM-be a növényevők jelenlétét és a távolságot tettük be fix faktorként, míg a foltot random faktorként. Ebben az analízisben sem szerepelt az irány.

A salátamag bioassay elemzéséhez a GLMM fix faktora a kezelés, míg a random faktora az ismétlés (Petri-csésze azonosítója) volt.

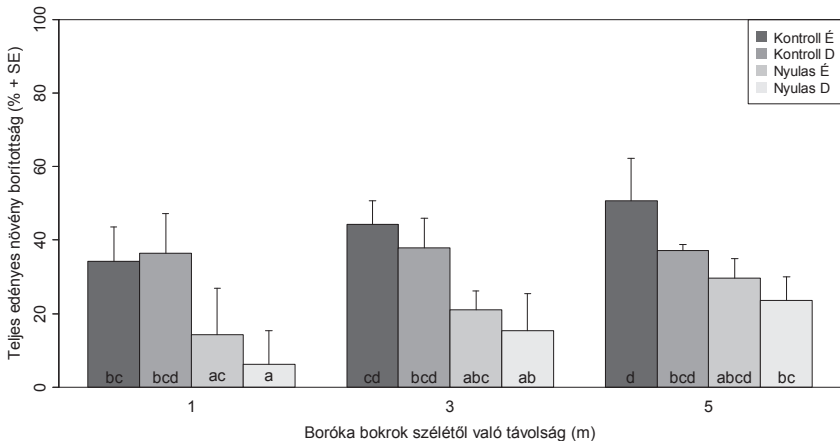


Ha a lefuttatott modellekben (GLMM és Nested Design ANOVA) a fő hatások között szignifikáns kapcsolatot találtunk, akkor a csoportok összehasonlítására Duncan post-hoc tesztet alkalmaztunk (Day & Quinn, 1989). Csak az *a priori* feltevéseket, illetve a tervezett összehasonlításokat teszteltük le. A vizsgálatban szereplő statisztikai elemzésekhez a Statistica® programcsomagot (verzió 7.0, StatSoft, Inc. 2004, Tulsa, OK, USA) használtuk.

## Eredmények

### Összes edényes növényborítás

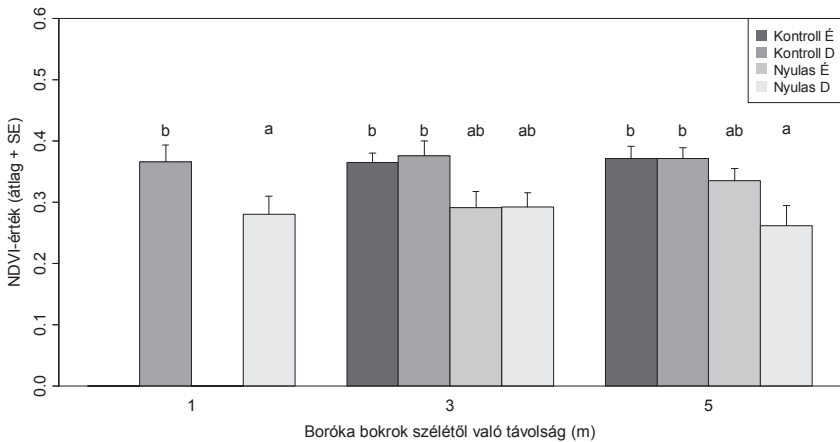
Az adatokat GLMM-lel kielemezve szignifikáns hatást tudtunk kimutatni a növényevők jelenlétére ( $F_{1,74} = 26,57$ ;  $p < 0,001$ ) és a távolságra ( $F_{1,74} = 7,36$ ;  $p < 0,001$ ) is (**5.2 ábra**). Nem kaptunk viszont szignifikáns hatást az irányra ( $F_{1,74} = 2,09$ ;  $p = 0,09$ ). A bokrok hatása szintén szignifikáns volt ( $F_{6,74} = 5,69$ ;  $p < 0,001$ ), ami arra utalhat, hogy minden boróka bokor körül egyedi vegetáció van.



**5.2 ábra** Összes edényes növényborítás mintázata az egyes faktorok szerint. A növényborítás szignifikánsan alacsonyabb a nyulas foltok közelében, és a bokroktól távolodva növekszik. Az ábrán az átlagokat és a hozzájuk tartozó standard hibát (SE) tüntettük fel. A csoportok közötti szignifikáns különbségeket különböző betűkkel jelöltük az oszlopok felett.

### A növényzeti mintázat az NDVI-értékek alapján

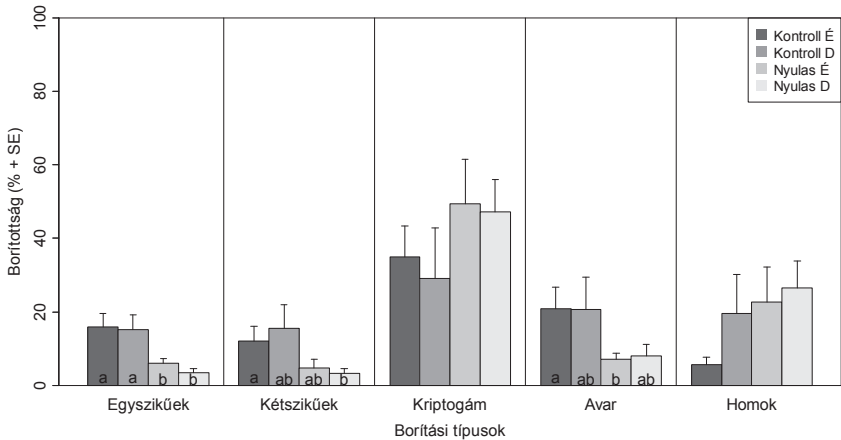
A Cropscan műszerrel mért fényelnyelésből származó NDVI-értékek és a vizuális borítábecslés eredményei erős, pozitív irányú korrelációt mutattak egymással ( $R = 0,49$ ;  $p < 0,0001$ ), tehát a két módszer eredménye egymást erősíti. A kvadrátok NDVI-értékeit Nested Design ANOVA-val elemeztük (**5.3 ábra**). Csak a növényevők jelenlétének volt szignifikáns hatása a növényborításra ( $F_{1,55} = 23,95$ ;  $p < 0,0001$ ) a fix faktorok közül, míg az iránynak (a „nest” a növényevők jelenléte) ( $F_{1,55} = 1,54$ ;  $p = 0,21$ ) és a távolságnak (a „nest” az irány) ( $F_{3,55} = 0,57$ ;  $p = 0,63$ ) nem volt kimutatható hatása. A borókafoltok random hatása ( $F_{6,55} = 1,68$ ;  $p = 0,14$ ) szintén nem volt szignifikáns.



**5.3. ábra** Az NDVI-értékekkel jellemzett edényes növényborítás mintázata az egyes faktorok szerint. Az NDVI-értékeket minden kvadrát esetében meghatároztuk kivéve az árnyékban elhelyezkedőket, amelyekben a műszer nem ad megbízható adatokat. A növények borítása szignifikánsan alacsonyabb volt a nyulas kolóniák közelében. Az ábrán az NDVI-értékek átlagait és a hozzájuk tartozó standard hibát (SE) ábrázoltuk. A csoportok közötti szignifikáns különbségeket különböző betűkkel jelöltük az oszlopok felett.

### A növényzet összetételének részletes elemzése 1 méteres távolságban

Az előző felmérésekben a borókák közelében találtuk a legnagyobb legelési hatást, ezért a borókák 0–1m-es zónájában részletesebben elemeztük a vegetáció szerkezetét és jellegzetességeit. Az **5.4 ábra** az egyszikűek, a kétszikűek, az avar, a homok és a kriptogám relatív borítását mutatja. Az egyes növényzeti típusokat a statisztikai elemzésben külön-külön futtattuk le. A növényevők jelenlétét és az irányt fix faktorként vittük be, míg a folt random hatásként szerepelt. Az elemzés szignifikáns hatást mutatott a növényevők jelenlétére az egyszikűek ( $F_{1,19} = 17,32$ ;  $p < 0,001$ ), a kétszikűek ( $F_{1,19} = 6,40$ ;  $p = 0,02$ ) és az avar ( $F_{1,19} = 5,46$ ;  $p = 0,03$ ) tekintetében, míg nem volt hatással a homok ( $F_{1,19} = 2,00$ ;  $p = 0,17$ ) és a kriptogám ( $F_{1,19} = 2,65$ ;  $p = 0,11$ ) borításra. Az irányban nem találtunk szignifikáns hatást egyik fő csoportnál sem (egyszikűek:  $F_{1,19} = 0,36$ ;  $p = 0,55$ ; kétszikűek:  $F_{1,19} = 0,06$ ;  $p = 0,8$ ; homok:  $F_{1,19} = 1,12$ ;  $p = 0,30$ ; avar:  $F_{1,19} = 0,003$ ;  $p = 0,95$ ; kriptogám:  $F_{1,19} = 0,16$ ;  $p = 0,68$ ).



**5.4 ábra** Az egyes csoportonkénti borítási átlagokat ábráztuk a hozzájuk tartozó standard hibával (SE) az 1 méteres távolságban, ahol a növényevők tevékenysége a legmagasabb. Az egyes borítási csoportokat külön-külön elemeztük az irányultság és a növényevők jelenlétének függvényében. Szignifikánsan alacsonyabb borítást tapasztaltunk az egyszikűek, a kétszikűek és az avar esetében a nyulas bokrok közelében. A csoporton belüli szignifikáns különbségeket az oszlopok aljánál lévő különböző betűkkel jelöltük.

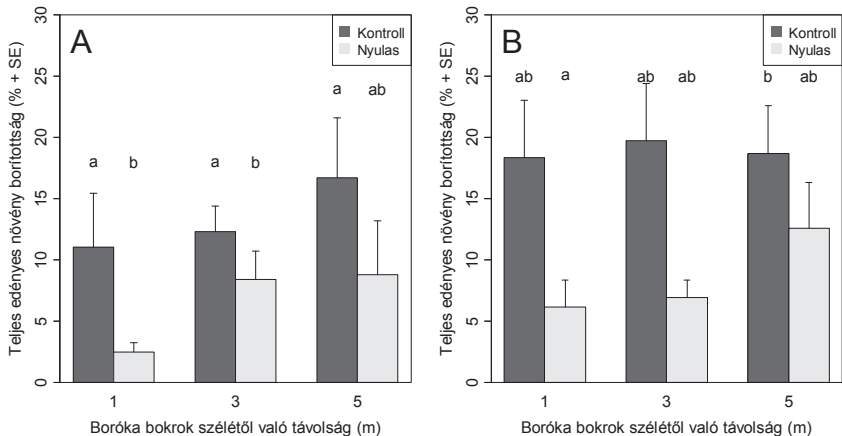
### *A növényi kínálat és az üregi nyulak táplálék-összetétele*

Az üregi nyulak hullaték elemzéséből meghatároztuk az egyes kolóniákra jellemző fogyasztást (**5.1 táblázat**). A kínálat és a fogyasztás közötti átfedés mértéke arányban áll a nyulak szelektív táplálkozásának mértékével. A főbb növénycsoportok összehasonlításakor magas Renkonen-hasonlósági indexet kaptunk. A főbb növénycsoportok aránya hasonló képet mutat a táplálék-összetételben és a növényi kínálatban, a fajszintű összehasonlításban viszont alacsony Renkonen-indexeket kaptunk. Ennek az lehet az oka, hogy a nyulak fajszintű táplálkozását nem elsősorban a kínálat határozza meg. A borókák körüli gyepvegetáció meglehetősen egyedi növényösszetétellel rendelkezik és ez az egyediség jellemzi a nyulak táplálkozását is.

A következő összehasonlításban megvizsgáltuk a nyulak hatását a kolóniák körüli növényekre. Megnéztük, hogy az egyes kolóniákban a nyulak milyen növényfajokat ettek illetve nem ettek. A táplálékban jelenlévő és hiányzó fajok kumulatív borítását külön-külön GLMM segítségével elemeztük a növényevő jelenléte és a bokortól való távolság függvényében (**5.5 ábra**). A fogyasztott növényfajok szignifikánsan alacsonyabb borítással rendelkeztek a növényevők jelenlétében ( $F_{1,75} = 14,29$ ;  $p < 0,001$ ), míg a borítottságuk a borókától távolodva növekedett ( $F_{1,75} = 7,39$ ;  $p = 0,008$ ) (**5.5.a ábra**). A fogyasztott növények teljes borítása szignifikánsan alacsonyabb volt a nyulas helyeken, mint a kolóniák nélküli párjukon. A borókák random hatása szintén szignifikáns volt ( $F_{6,75} = 4,02$ ;  $p = 0,001$ ). Hasonló mintázatot találtunk a nem fogyasztott növények borításában is (**5.5.b ábra**): növényevő jelenléte:  $F_{1,75} = 30,79$ ;  $p < 0,001$ ; távolság:  $F_{1,75} = 2,18$ ;  $p = 0,14$ ; folt:  $F_{6,75} = 4,39$ ;  $p < 0,001$ .

Nyulak foltok	Növénycsoport				Renkonen-index	
	Hullaték összetétel / Növény borítás				Fajok	Csoportok
	Egyszikűek	Kétszikűek	Nyitvatermők	Magvak		
1	61,8 / 85,2	36,1 / 14,8	1,5 / 0	0,6 / 0	11,2	76,6
2	64,2 / 83,4	34,3 / 16,6	1,1 / 0	0,4 / 0	34,9	80,8
3	70,9 / 75,9	28 / 24,1	0,6 / 0	0,6 / 0	9,4	94,9
4	52,6 / 35,7	37,2 / 42,1	5,2 / 22,2	5 / 0	42,2	78,1
5	70,7 / 74,5	23,1 / 25,5	0,7 / 0	5,5 / 0	23,2	93,8
6	56 / 79,7	32,2 / 20,3	11,7 / 0	0,2 / 0	10,5	76,3
7	50,7 / 35	45,8 / 65	3,5 / 0	0 / 0	25,6	80,8
Összesen						
Fogyasztott	61 (3,1)	33,8 (2,7)	3,5 (1,5)	1,7 (0,9)	19,4 (4,6)	82,3 (3,2)
Kínálat	67,1 (8,3)	29,8 (6,8)	3,2 (3,2)	0 (0)		

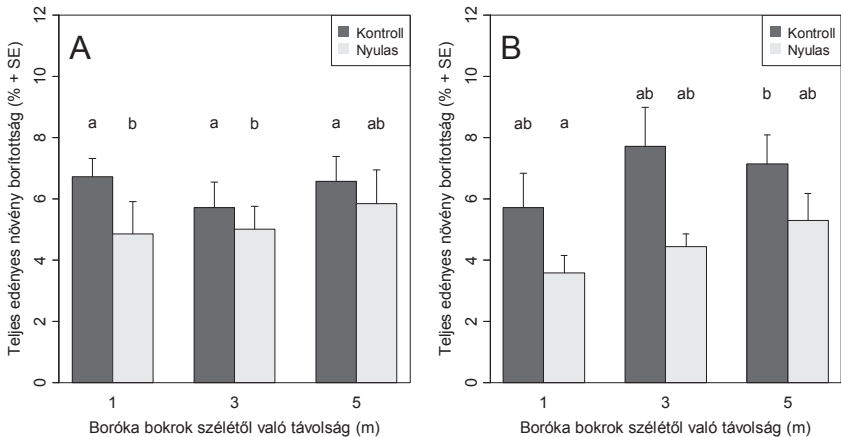
**5.1 táblázat** Ez a táblázat a kínálatban fellelhető és a nyulak által fogyasztott növények összehasonlítását mutatja be. Az oszlopokban az epidermisz darabkák és a növényborítás átlagai szerepelnek az egyes növénycsoportok szerint. Az epidermisz darabkák átlagait a foltokénti öt nyúlbugyból, míg a növényborítási adatok átlagait a foltokénti hat kvadrát adataiból számoltuk ki. A teljes hullaték összetétel („Fogyasztott”) esetében a nyulak foltok átlagai és azok standard hibái (SE), míg a teljes növényborítás („Kínálat”) sorában a foltokénti átlagok és a hozzájuk tartozó standard hibák szerepelnek.



**5.5 ábra** A nyulak által fogyasztott (A) és nem fogyasztott (B) növények borítását ábrázoltuk. A táplálék-összetétel analízis szerint kimutatótt, nyulak által fogyasztott növények borítását összegeztük és összehasonlítottuk a vele párban lévő nyúl nélküli borókás folttal. Az ábrán az átlagokat és a hozzájuk tartozó standard hibát (SE) ábrázoltuk. A csoportok közötti szignifikáns különbségeket különböző betűkkel jelöltük az egyes oszlopok felett.

### A növényfajok száma

A növényfajok számában csak a borókák déli oldalánál (**5.6.a ábra**) találtunk különbséget a bokorpároknaál (GLMM: növényevő jelenléte:  $F_{1,33} = 12,38$ ;  $p = 0,001$ ), aminek távolságfüggése csak marginálisan volt szignifikáns ( $F_{1,33} = 3,45$ ;  $p = 0,07$ ). Az északi oldalon (**5.6.b ábra**) sem a nyulak jelenlétének ( $F_{1,33} = 1,99$ ;  $p = 0,16$ ), sem pedig a távolságnak ( $F_{1,33} = 0,82$ ;  $p = 0,36$ ) nem volt kimutatható hatása a fajszámra. A foltok random hatása az északi oldalon volt megfigyelhető ( $F_{1,33} = 2,48$ ;  $p = 0,04$ ), míg a boróka déli felén ez a tényező nem volt jelentős ( $F_{1,33} = 1,91$ ;  $p = 0,10$ ).



**5.6 ábra** A gyepevegetáció fajgazdagságát ábrázoltuk a nyulas illetve a nyulaktól mentes borókás foltoknál (A: borókás folt északi oldala; B: borókás folt déli oldala). A nyulaktól mentes borókafoltoknál szignifikánsan nagyobb volt a fajszám, míg a nyulas bokroknaál kimutatható a távolságfüggő hatás. Az ábrán az átlagokat és a hozzájuk tartozó standard hibát (SE) ábrázoltuk. A csoportok közötti szignifikáns különbségeket különböző betűkkel jelöltük az egyes oszlopok felett.

### A boróka allelopátiás hatása a salátamagvak fejlődésére

A salátamagvak csírázásra sem a kezelések nem mutattak jelentős különbséget [GLMM:  $F_{2,8} = 2,69$ ;  $p = 0,127$ ; kontroll: 93% (átlag)  $\pm$  2,73 (SD), avar: 97%  $\pm$  4,47, friss ág: 97%  $\pm$  2,69)], sem pedig a random faktorként jelentkező ismétlésnek nem volt szignifikáns hatása ( $F_{4,8} = 1,46$ ;  $p = 0,297$ ). A gyökérfejlődésben viszont találtunk különbséget a kezelések között ( $F_{2,8} = 41,79$ ;  $p < 0,001$ ). A várt módon a kontroll kezelésnél mértük a legnagyobb gyökérhosszt (13,6  $\pm$  1,9mm), ami mögött kicsivel elmaradt az avar között csírázó magvak gyökere (10,2  $\pm$  0,5mm), és végül a legfejletlenebb csíranövények a friss ágakat tartalmazó Petri-csészékből kerültek ki (6,5  $\pm$  0,7mm). Az ismétlésnek itt sem volt szignifikáns hatása ( $F_{4,8} = 0,90$ ;  $p = 0,56$ ).

## Értékelés

Előzetes terepi megfigyeléseink szerint egyes borókák körül kiritkult a homoki gyepevegetáció. Kíváncsiak voltunk, hogy vajon mi állhat a homoki gyepek különböző növényborításában jelentkező variancia hátterében. Három lehetséges hatást teszteltünk, amelyek külön-külön is képesek lennének kiritkítani a vegetációt, homokossá téve bizonyos borókabokrok környezetét: a növényevők jelenléte, az árnyékolás és az allelopátia. A borókák körüli pár méteres homokos nyílt zóna kilakulása az üregi nyulak jelenlétével volt magyarázható. Bár a bokrok minden egyéb tulajdonságukban megegyeztek ott volt a legszembetűnőbb a vegetációs különbség, ahol megtelepedett a nyúl. Tevékenységének következtében sokkal nyíltabbá és heterogénebbé vált a gyepe szerkezete a nyúl nélküli bokrok mellettihez képest, ugyanakkor jelentős távolságfüggő hatást is találtunk az edényes növények borításában, ami a borókáktól 1 méteres zónában volt a legerősebb.

Már számos tanulmány kimutatta fenyőféléken (Singh et al., 1999) és bizonyos boróka fajokon is (Yager & Smeins, 1999; Young & Bush, 2009), hogy allelopátiás hatással rendelkeznek, amit a magas fenol- és terpén-tartalmuknak köszönhetnek (Muscolo & Sidari, 2006). Mivel a *Juniperus communis* egy illóolajokban gazdag növény (Adams, 1998), ezért az erős allelopátiás hatás ennél a fajnál is feltételezhető, bár legjobb tudomásunk szerint olyan vizsgálat még nem született, amely bizonyította volna ennek a hatásnak a létezését. A laboratóriumi bioassay-s vizsgálatunk eredménye azt sejteti, hogy lehetséges ilyen növények közötti interakció, bár a terepen a borókák szélénél a növényborításban nem találtunk az allelopátia hatására utaló indikációt. A nyúl nélküli bokrok csöpögő zónája alatt elterülő sűrűbb vegetáció (lásd **5.2 ábra**) azt jelzi, hogy a növény-növény interakciónak a hatása eltörpül a legelés hatása mellett.

Az allelopátia hipotézis jogosságát két új vizsgálat eredménye is alátámasztja. Az elsőben azt találták, hogy *Pinus silvestris* magok csírázása a *Juniperus communis* közelében sokkal alacsonyabb volt, bár az allelopátia elenyésző hatást mutatott a klimatikus viszonyok hatásaihoz képest (Castro et al., 2005). Egy másik vizsgálat szintén azt találta, hogy az allelopátia szerepe kevésbé volt fontos más faktorokhoz képest, mint például a csíranövények számára fizikai akadályt képező avar réteg (tülevél) vagy a talaj nedvessége (Williams et al., 1990). Ugyanakkor az is lehetséges, hogy a vizsgálatunkban az alacsony mintaszám miatt nem tudtuk kimutatni az allelokemikáliák gyengébb ökológiai hatását, de nem zárható ki az sem, hogy differenciáltan hat az egyes növényfajokra. Így ezeknek fajoknak a borítása vagy az NDVI-értéke alulreprezentált a közeli kvadrátokban. További átfogóbb vizsgálatokra lenne szükség ahhoz, hogy a közönséges

boróka allelopatikus viszonyait és jelentőségét tisztázzuk. Az ökológiai hatások egyszerre vannak jelen a rendszerben (Schott & Pieper, 1985), ezért az is feltételezhető, hogy az allelopátia csak akkor válik kimutathatóvá, amikor más faktorokkal együtt jelenik meg és azonos irányba ható tényezőként fejt ki hatását.

A nyúlmentes bokroknál nem volt jelentős különbség a teljes edényes növény borításban a boróka árnyékos illetve a napfényes oldala között, és a vegetáció borítása is egyenletes volt. Ez az eredmény is azt mutatja, hogy a vizsgált rendszerben a fény- illetve hősugárzás a gyepporítás szempontjából kevésbé fontos, ha a rendszerben jelen van a nyulak legelő hatása. Ez az eredmény ellentmond a korábbi borókásban végzett vizsgálatainknak. Az árnyékolásnak köszönhetően a fény- és hősugárzás igen jelentős különbséget mutat a boróka két ellentétes oldalán (Altbäcker, 1998), ezért magasabb egyedsűrűségű növényborítást vártunk az északi oldalon. A lokális mikroklimatikus viszonyok befolyásolják a növények térbeli mintázátát (Fernández et al., 2004). Egy magasabb fa vagy bokor árnyékoló hatása már jelentősen csökkentheti a talajhőmérsékletet, illetve mérsékelheti a talajnedvesség párolgását (Domingo et al., 1999), elősegítve ezzel a magvak csírázását vagy a már kikelt csíranövények növekedését. Félsvatagi élőhelyen árnyékban a növények jobban védve vannak a foto-inhibíciótól, a hőstressztől és a túlzott párologtatástól (Moro et al., 1997).

Az általános növényökológiai gyakorlatban elfogadott cönológiai borításbecslés mellett NDVI-értékeket is mértünk a növényi zöld biomassa megbecsléséhez. A száraz gyepek vizsgálatainál az NDVI-index mérése elég érzékeny indikátor a növénytermelési különbségek kimutatására (Csillag et al., 2001; Ónodi et al., 2006), viszont a hagyományos borításbecslés olyan növényi denzitás mellett is biztonsággal használható, ahol az NDVI-mérés már korlátokba ütközik. A két vizsgálati módszer eredményei erősen korreláltak egymással, habár az NDVI-mérést az árnyékos északi kvadrátokban az 1 méteres zónában nem tudtuk elvégezni (Kertész et al., 2001). Az NDVI szerint a legelésnek volt egyedül szignifikáns hatása, míg a távolságnak nem, szemben a cönológiai borításbecslés eredményével. A mérés érzékenységét részben az is befolyásolhatta, hogy az edényes növények mellett a zöld kriptogámok bizonyos fokú zajt vihetnek a mérésbe. Mindezek ellenére a nyulak a hullatékanalízis szerint nem fogyasztanak kriptogámokat, bár az egyéb tevékenységükkel (pl.: taposás, kaparás) közvetett módon képesek csökkenteni azok borítását. Mind az NDVI-értékek mintázata, mind pedig a hagyományos borításbecslés azt a hipotézist támogatja, hogy ezen az élőhelyen a nyúllegelés a legfontosabb tényező a füves vegetáció heterogenitásának kialakulásában.

Az üregi nyulak a boróka bokrok pár méteres körzetében igen hatékonyan át tudják formálni a növényi vegetációt. A nyulvárhoz közeli táplálkozás lokális hatása más bozótos



élőhelyen is a mienkhez hasonló növényi mintázatot eredményezett, mert a bokrok közelsége nagyobb védelmet jelent a predáció ellen (Villafuerte & Moreno, 1997; Bakker et al., 2005). A kis méretű táplálkozási terület, az alacsony produktivitású vegetáció és a magas legelési intenzitás egyaránt hozzájárulhatnak az egyszikű és a kétszikű fajok alacsony borításához. A nyulak aktuális táplálék-összetételének meghatározásakor azt találtuk, hogy azoknak a fajoknak a borítása a legalacsonyabb, amelyeket a nyulak fogyasztottak. Ez a közvetlen bizonyíték egyértelműen igazolja a nyulak szerepét a gyepek kiritkulásában. Korábbi táplálkozással kapcsolatos tanulmányok már bemutatták, hogy a nyulak táplálékának legjelentősebb részét a különböző fűfajok alkotják (Chapuis, 1990; Katona et al., 2004), amit a jelen vizsgálati adataink is megerősítenek. A legtöbb fogyasztott faj domináns szerepet tölt be a helyi vegetációban, azonban a kolóniák körül élő növényi kínálat csak korlátozottan tudta magyarázni a nyulak táplálék-összetételét, ugyanis a kvadrátokból hiányozó, de az élőhelyen előforduló fajok epidermisz darabkái is jelen voltak a hullatékban. Ennek feltehetően az lehet az oka, hogy a borításbecsléshez kijelölt mintaterülről nem tartalmazta az élőhelyen előforduló összes növényfajt. Hasonló problémáról számolt be Hudson (2005) is, aki munkatársaival a mexikói bozótokban élő Floridai üregi nyúl (*Sylvilagus floridanus*) táplálkozását tanulmányozta.

A nyulak jelenléte hatással van nem csak a fogyasztott növények borítására, hanem azokra is, amelyeket egyáltalán nem fogyasztottak. Két, egymást kölcsönösen ki nem záró alternatív hipotézis is magyarázhatja ezt a mintázatot. Jelen vizsgálat csak a nyári vegetáció mintázására korlátozódott, ugyanakkor a növénykínálat és a fogyasztás is szezonális mintázatot mutat (Mátrai et al., 1998). Néhány növényfajt a nyulak már a vegetációs periódus elején lerághattak, így később nem lehettek jelen a nyári kínálatban, sem pedig a táplálék-összetételben. Egy másik magyarázat a nem fogyasztott növények alacsony borítására az lehet, hogy a növényevők a növényzetre nem csak a táplálkozásukkal hatnak, hanem egyéb tevékenységükkel is. A fűféléket a kistermetű emlősök kiválóan fel tudják használni fészeképítésre, amit már leírtak az üregi nyulaknál illetve a közönséges ürgeknél (*Spermophilus citellus*) is (Gedeon et al., 2010). Más közvetett fizikai zavarásokból származó egyéb állati aktivitás (pl.: taposás, ásás, kaparások) is csökkentheti a növények borítását (Whitford & Kay, 1999). Az abiotikus hatások fokozhatják a biotikus tényezők hatásait. A növényzettel nem fedett homoktalaj ki van téve a szél vagy a víz eróziós tevékenységének, ezáltal a védtelen homokfelszín továbbra is nyílt marad (Wink & Wright, 1973). Esetünkben a nyílt homokfelszín nagy aránya összefüggethet a nyulak jelenlétével és a déli oldalon a hősugárzással is, amely szintén hozzájárulhatott a növényborítás hiányához bizonyos bokrok környezetében. A nyulak előnyben részesítik a bokros és bozótos társulásokat, ahol a bokrok lombozata védelmet jelenhet számukra, és kedvelik a foltos és heterogén élőhelyeket is

(Monzon et al., 2004). A területiális rendszerük és a helyhez kötött táplálkozási viselkedésük ezért együttesen alakítja ki az éles különbséget az üregüket rejtő bokrok és az azok körül élő vegetáció között.

Az éghető anyagok térbeli felhalmozódása és heterogenitása fontos tényező lehet a bokrok megégésének megelőzésében. Korábbi terepi vizsgálat (Ónodi et al., 2008) szerint a kíméletes és jól időzített legeltetés sikeresen csökkenti a tűz terjedését a nyílt homokgyepekben. A jelen vizsgálatban az is kiderült, hogy a nyulak a tevékenységükkel kigyérítik a növényzetet az általuk elfoglalt borókabokrok körül, ahol egy idő után egy homokos zóna, egy természetes tűzpászta alakul ki. A legelés növeli a nagyobb léptékű mozaikos szerkezetet, csökkentve a tűz terjedésének lehetőségét. A juhok enyhe legelése szintén korlátozhatja a tüzek terjedését a nagy, egybefüggő nyáras-borókás erdei-sztyeppes területeken (Ónodi et al., 2008), ugyanis a juhok aktivitása főleg a nyílt területekre szorítkozik, amik a borókásokat veszik körbe, így a legeltetés szintén a tájléptékű mozaikosságot segíti elő. Az erős rágási nyomás miatt kialakuló alacsony lágyszárú abundancia csökkenti a bozóttüzek kialakulását és terjedését (Miller & Rose, 1999), ezért tudnak a szavannákon a fás vegetációk kialakulni (van Langevelde et al., 2003). Ezzel szemben a lágyszárúak dominálnak a tűzveszélynek jobban kitett élőhelyeken, mert általában a lágyszárúak kevésbé érzékenyek a fasszárúaknál a tűz kártételére (Belsky, 1992). Hasonló tapasztalatok olvashatóak Barney és Frischknecht (1974) munkájában is, mely szerint a félsivatagos élőhelyeken lassabb a fás növények megújulási képessége. A vegetáció megújulási képességét a növényevők szintén befolyásolhatják. A különböző fajú növényevők az egyes élőhelyeken eltérő hatással vannak a populáció megújulását biztosító egyedekre, így az állomány túlélésére is, amit a bokrok koreloszlása is tükröz (1. vizsgálat, Markó et al., 2008).

A sivatagi és félsivatagi társulásokban a tűz megjelenése az egyik legjelentősebb élőhely-formáló tényezők egyike, amely szerep a klímaváltozás hatására egyre jelentősebb lesz, ösztönözve a tájhasználat átalakítását (Fernandes, 2001). A tüzek keletkezése és terjedése pozitív kapcsolatban áll a száraz területek klímájával (Briggs & Knapp, 1995) és az éghető anyagok egyre növekvő felhalmozódásával egyaránt (Whelan, 1995; Neary et al., 1999; Fernandes, 2001). A talajfelszínen lévő éghető anyagok mennyiségét elsősorban a társulás produktivitása határozza meg (Miller & Rose, 1999; Ónodi et al., 2008), illetve az őket fogyasztó növényevők denzitása és legelési intenzitása (Ónodi et al., 2008). Jelen vizsgálat alapján kijelenthető, hogy a nyulak jelenléte elősegíti a mozaikos szerkezet kialakulását, megfelelő denzitás mellett a tűz elleni védekezés egyik lehetséges módja, illetve egyik lehetséges eszköze is lehet a félsivatagi élőhelyeken.

## Köszönetnyilvánítás

Köszönjük Németh Istvánnak a terepi munkánkhoz adott segítségét és hathatós közreműködését. Köszönettel tartozunk Katona Krisztiánnak, Rimóczi Imrének, Reményiné M. Lujzának, hogy segítettek a nyulak táplálék-összetételének meghatározásában. Szintén köszönettel tartozunk Brian Lewarne-nak, Celeste R. West-Pongrácznak és Pongrácz Péternek, akik szakmai megjegyzéseikkel és az angol nyelvi lektorálásukkal növelték az angol nyelvű kézirat értékét. Köszönjük a Kiskunság Nemzeti Parknak, hogy engedélyezte a védett területen való terepi munkánkat. Ennek a munkának az anyagi háttérét az OTKA (OTKA T 017468) és a Jedlik pályázat biztosította.

## Általános értékelés

A doktori munkámban néhány olyan vizsgálatot mutattam be, amely a növényevők és az állatok fogyasztott növények kapcsolatát elemzi terepi megfigyeléseken és laboratóriumi kísérleteken keresztül az etológia, a viselkedés- és növényökológia, valamint a növényétletan eszköztárát felhasználva. A kapcsolat résztvevőit a növényevők táplálkozásán keresztül több különböző megvilágításban mutattam be. A növényevőknek túlélésük érdekében optimalizálniuk kell a táplálékkal bevihető energiafelvétel és a mérgező MNA-k mennyisége, minősége között. A növények számára pedig döntő fontosságú a növényevők távoltartása különböző védekezési mechanizmusok kifejlesztésével. Mivel a forráslimitált élőhelyeken ezek a folyamatok sokkal nagyobb jelentőséggel bírnak, mint a táplálékban gazdagabb élőhelyeken, ezért a megfigyeléseinket a Kiskunsági Nemzeti Park alacsony produktivitású ősbőrökásaiban végeztük el. Ezeken az élőhelyeken a juhok és az üregi nyulak már hosszú ideje együtt élnek a közönséges borókával, mint a társulás egyik domináns nyitvatermő fajával (Katona & Altbacker, 2007).

Az **első vizsgálatban** munkatársaimmal arra kerestük a választ, hogy vajon a juhok differenciális borókarágását mennyire magyarázza a rágott borókák illóolaj-tartalma és minősége, valamint annak szezonális ingadozása. Azt találtuk, hogy a hajtásokból kivont illóolaj mennyisége fordított arányban állt a rágottsággal, és jól reprezentálta a szezonális változásokat is. Az illóolaj-tartalom értéke télen volt a legmagasabb, amikor a nyulak, illetve a juhok a megfelelő kínálat híján a legnagyobb eséllyel fogyasztottak borókát (Fitter & Jennings, 1975; Mátrai et al., 1998). A szezonális termeléssel a növények az MNA-ikkal sikeresen tudnak védekezni az őket fogyasztó növényevőkkel szemben. A kémiai védekezés lehetőségét szintén erősíti, hogy bizonyos illóolaj komponensek vagy csak az erősen rágott (pl.:  $\alpha$ -pinén), vagy csak a rágatlan bokrok (pl.:  $\delta$ -3-karén) illóolajára voltak jellemzőek. A rágás hatása megjelent a térségi mintázatokban, valamint hosszabb időtartalmú koegzisztencia esetén populációs szinten is mérhető volt a bokrok koreloszlásában a növényevők faji táplálkozási szokásaitól függően.

A **második vizsgálatban** kapcsolatot kerestünk a juhok differenciális boróka fogyasztása valamint a bokrok illóolaj- illetve illatmintázata között. Kíváncsiak voltunk arra, hogy vajon mely terpenoid komponensek lehetnek a felelősek az illatmintázat kialakulásáért. A közönséges boróka illóolajának elemzése során kiderült, hogy a fő összetevőit elsősorban monoterpének alkotják. Ezek alapján három kemotípust különítettünk el egymástól: az  $\alpha$ -pinénes, a szabinénes és a  $\delta$ -3-karénes kemotípusokat. A juhok az  $\alpha$ -pinénes és a szabinénes kemotípusú egyedeket fogyasztották, míg a  $\delta$ -3-karén kemotípusba tartozó egyedeket elkerülték. A juhok boróka fogyasztásában talált

illóolaj-mintázatbeli különbségek az illatmintázat alapján is elkülöníthetőek voltak. Az MNA-k fogyasztását követő élettani hatások feltehetően integráltan befolyásolják a növényevők további táplálkozással kapcsolatos válaszait, és az érzékelésen keresztül együttesen jelennek meg szupraindividuális szinten az illat-tápanyag-toxin interakciók formájában.

A **harmadik vizsgálat** laboratóriumi kísérleteiben a borókafogyasztást befolyásoló tényezőket tanulmányoztuk naiv házinyulakon, mert feltételeztük, hogy a generalista növényevők táplálkozása hasonló döntési mechanizmusokon keresztül történhet (Fowler, 1983). Kíváncsiak voltunk, hogy képesek-e a naiv házi nyulak a fajok közötti és fajon belüli minőségbeli különbségtételre. Ha igen, akkor mennyire befolyásolja a választásukat a bokrok illat-, valamint illóolaj-mintázata. A naiv házi nyulak, a juhokhoz hasonlóan, egyaránt differenciális rágást mutattak a fajok közötti és a fajon belüli minőségbeli különbségekre. A választást mind a hajtások illata, mind azok kémiai összetétele egyaránt befolyásolhatta. A kísérletsorozat további vizsgálatai a három alapvető táplálkozást befolyásoló elemre fókuszáltak: az illóolaj minőségére, mennyiségére és a korábbi tapasztalat jelentőségére. A különböző kemotípusú és dózisú tápot felkínálva az állatoknak, azok a fogyasztásban csak az illóolaj-mennyiségében tettek különbséget, míg az illóolaj-minőségében nem. Az illat-alapú választásnál a borókaillatú tápból szignifikánsan kevesebb fogyott a kontrollhoz képest. Az állat korábbi, egyedi tapasztalata szintén fontos lehet, bár erre a vizsgálatainkból nem kaptunk egyértelmű választ.

A **negyedik vizsgálat** keretében azokat a növényi tényezőket kívántuk megismerni, amelyek a közönséges borókák illóolaj-mennyiségét elsősorban befolyásolják. Ezek a tényezők igen összetett kapcsolatrendszerrel alkotnak egymással, és nehéz őket egymástól függetlenül vizsgálni. Összefüggést kerestünk a bokról illóolaj-tartalma és az életkora, ivara, mérete, a hajtás vertikális elhelyezkedése, valamint a boróka pajzstetvekkel való fertőzöttsége között, majd összehasonlítottuk a porzós és a termős egyedek növekedési rátáját és a várható maximális életkorukat; továbbá vizsgáltuk a porzós és a termős egyedek ivararányát a különböző legelési nyomással rendelkező boróka populációkban. Az eredményeink szerint a borókák ivara, a lombkoronában elfoglalt hajtások helyzete, az életkora, illetve a pajzstetvekkel való fertőzöttsége is hatással van az illóolaj-mennyiségére. Az eltérő ivarú egyedek eloszlása populációs szinten is különböző, ami az ivararányban, a növekedésben, illetve a várható maximális életkorban is tükröződik. A növények magassága és az illóolajok mennyisége között az ivaron keresztül megnyilvánuló indirekt kapcsolatot találtunk. Az eredmények elsősorban a fenotípusos védekezés allokációs költsége alhipotézis predikcióit támogatják, de lehetségesnek tartjuk, hogy az illóolaj eloszlásának mintázatában az indukált védekezési mechanizmusok is jelen lehetnek.

Az üregi nyúl táplálékának jelentős részét fűfélék alkotják (Mátrai et al., 1998; Katona et al., 2004), amely fajokat a búvóhelyének közelében fogyasztja (Moreno et al., 1996). Az **ötödik vizsgálatban** ennek a sajátos életmódnak az ökológiai hatásait tanulmányoztuk a borókák körül található nyílt homokpusztai gyepe. Kíváncsiak voltunk, hogy ez a helyspecifikus legelés magyarázza-e a nyúlvárakat tartalmazó borókák körüli gyepek kiritkulását. Ennek alkalmazott ökológiai szerepe jelentős lehet, mert az időszakosan előforduló bozóttüzek terjedését a homogén gyepevegetáció biztosítja. A terepi vizsgálatainkban egyidejűleg három, egymást nem kizáró hipotézist teszteltünk: az üregi nyulak jelenlétét, a fény- és hőmérsékleti viszonyok szerepét és a borókák allelopatikus hatását. A fő hatások következményeit részletesen elemeztük a gyepek faji összetételére. A nyulak jelenléte térségi heterogenitást okozott a növényborításban, ami a másik két hatáshoz képest sokkal erősebbnek bizonyult. A nyulak táplálék összetételének elemzése során bebizonyosodott, hogy a borókák körüli sávból az általuk elfogyasztott fajok hiányoznak, ami alapján valószínűsíthető a nyulak gyeppformáló szerepe. Jelen munka az mutatja, hogy a helyi növényevők aktivitása hatással van a specifikus térségi heterogenitás kialakítására, ami akár egy hasznos eszköz is lehet a bozóttüzek elleni védekezésben.

## A növényi védekezés és a *Juniperus communis*

Közvetlen bizonyítékokat találtunk arra, hogy a növényevő emlősök boróka fogyasztását negatívan befolyásolta a borókák illóolajának mennyisége és minőségi összetétele. Emiatt alkalmas lehet a növényi védekezés predikcióinak tesztelésére is, bár a szakirodalom alapos tanulmányozása után sem találtunk olyan kutatást, amely a *Juniperus communis* növényi védekezésének hátterét mutatná be. A fenyőfélékhez hasonlóan ez a boróka faj is gazdag illóolajokban, amelyek előállítása feltehetően jelentős kiadásokkal jár a növény számára (Coley et al., 1985). Ugyanakkor több olyan vizsgálat is történt, ami a növényevő emlősökre nézve a toxinok negatív élettani hatásairól számol be (Rogosic et al., 2006a, b). A boróka negatív hatásának leírására egy korrelatív vizsgálat keretében kísérletet is tettünk, amit a negyedik vizsgálatban tárgyaltunk.

Az általunk vizsgált rendszerben leginkább a fenotípusos védekezés allokációs költsége alhipotézist tudtuk igazolni eredményeinkkel, ami feltehetőleg az indukált növényi védekezés alhipotézisével együtt jelenhet meg. A fenotípusos védekezés allokációs költsége alhipotézis szerint az élőhelyen elérhető limitált forrásokat a növényeknek élettani folyamataik között kell

felosztani, így trade-off kapcsolat feltételezhető a növényi védekezés (MNA-k előállítása és raktározása) és más, nagy forrásigényű anyagcsere-folyamatok között (Coley et al., 1985; Jing & Coley, 1990; Stamp, 2003; Sutherland, 2004). A források környezeti eloszlása jelentősen befolyásolhatja ezt a kapcsolatot és vele együtt a folyamatban résztvevő fajok jelenlétét is. A tápanyaggal gazdagon ellátott élőhelyeken (pl.: agrár területek) a kompetíció a gyors növekedésű növényfajoknak kedvez, amelyek a gyors növekedés mellett kis energiát fektetnek a védekezésbe. Ezzel szemben a tápanyaghiányos élőhelyeken (pl.: félsivatagok, homokpuszta gyepek) a korlátozott források a lassú növekedésű fajoknak kedveznek, amelyek többet allokálnak a védekező rendszerük fejlesztésébe (Coley et al., 1985). Következésképpen ezeken a forráslimitált (pl.: tápanyaghiányos) vagy extrém klimatikus élőhelyeken az említett trade-off kapcsolatok sokkal erősebben jelentkezhetnek, mint a forrásokban gazdag élőhelyeken (Marion & Houle, 1996), és az erős védelemre berendezkedett fajok megjelenése várható, mert itt az elvesztett szövetek előállítása jóval költségesebb (Coley et al., 1985).

Az indukált védekezés függ a faj- és egyedspecifikus tulajdonságoktól, de befolyásolhatják a környezeti feltételek, a szöveti károsodás intenzitása és időzítése is (Langenheim, 1994; Phillips & Croteau, 1999; Arimura et al., 2005). Magas növényevő denzitás mellett, ahol magas a tápnövények károsodása, ott az alapvédekezés magas szintje várható, míg az indukált védekezés alacsonyabb lesz. Ezzel ellentétes hatás várható alacsony növényevő denzitás esetében. Hasonló eredményről számoltak be egy magas és egy alacsony növényevő denzitásnak kitett vad pasztinák (*Pastinaca sativa*) populációval foglalkozó vizsgálat is, ahol az áttelepítés után azt az eredményt kapták, hogy azok az egyedek védekeztek hatékonyabban, amelyek kémiaiilag eleve fel voltak készülve a növényevők támadásaira (Zangerl & Berenbaum, 1990).

Az eredményeink kiértékelésénél és a következtetések bemutatásánál a szakirodalomban található, a növényi védekezéssel kapcsolatos hipotézisek máig rendezetlen állapotába ütköztünk. Az általunk tesztelt hipotézisek egyikét sem tudtuk egyértelműen elutasítani, ugyanis a hipotézisek egyszerre voltak jelen a vizsgált rendszerekben, és az eredmények egyszerre több hipotézis predikcióit is támogattak. Ez a probléma nem újdonság a kutatók körében. Néhány évtized óta egyre inkább nő az igény egy általános növényi védekezési elmélet kidolgozására a számos meglévő, egymásnak nem mindig ellentmondó alternatív hipotézis helyett, egy olyan összefoglaló elméletre, amely szélesebb feltételek mellett is működik, és jól leírja az MNA-k allokációs mintázatát. Stamp (2003) szerint ez a kérdés számos ok miatt még mindig rendezetlen, ami egyrészt a bőséges, nehezen tesztelhető alternatív hipotéziseknek a következménye. Másrészt az egyes hipotézisek feltételei és hatásai egymással átfedőek lehetnek, így nehéz őket egymástól markánsan elválasztani, megnehezítve a tesztelhetőségüket és az eredmények értelmezését. Az

egyes hipotézisek a maguk feltételrendszerén belül jól működhetnek és használhatóak lehetnek, ugyanakkor az elméleti ellentmondások feloldásai még váratnak magukra. A kérdés megoldatlanságában jelentős szerepet játszik az MNA-k nagyfokú változatossága, a komponensekhez hozzárendelhető élettani hatása, ezek kombinációi szinte átláthatatlanul megbonyolítják a vizsgálatukat. Minezezből kiindulva nem tűnik túl szélsőségesnek Berenbaum (1995) állítása, amelyben megkérdőjelezi egy egységes, biológiailag is magyarázható általános elmélet kialakíthatóságát.

## A növényevők mérgező növény fogyasztása és következményei

A domesztikált növényevők gyakrabban esnek áldozatul a növényi mérgezésnek, mint a vadon élők, amelyeknél ez csak akkor szokott előfordulni, ha a terület túllegeléséből fakadóan lecsökken a kínálat és felhalmozódnak a táplálkozásra nem alkalmas fajok (Laycock, 1978; Ralphs, 2002). A növényevők számos mechanizmust fejlesztettek ki, hogy elkerüljék a mérgező növények okozta kellemetlen hatásokat, azonban bizonyos esetekben ezek nem hatékonyak és számos tényezőtől kifolyólag csődöt is mondhatnak. A következőkben azokat a táplálék- választást és fogyasztást befolyásoló, korlátozó tényezőket mutatjuk be, amelyek miatt az állatok mérgezést szenvedhetnek el vagy amik szélsőséges esetben a pusztulásukat is okozhatják.

### Az MNA fogyasztásból kialakult táplálkozási csoportok

A növényevők az adott növényi kínálat MNA eloszlásához és saját fiziológiai adaptációjukhoz igazítják az egyéni táplálék-összetételüket. Ennek megfelelően kialakulhatnak olyan növényevő csoportok, amelyek valamilyen szinten specializálódtak bizonyos MNA jelenlétére vagy növény csoportra. Ezt a táplálkozásban megjelenő skálát a legelő-lombevő („grazer-browser”) tengellyel lehet a legszemléletesebben jellemezni (Hofmann, 1989). A tengely egyik végén a legelészők („grazer” vagy „bulk roughage feeders”) állnak, amelyek általában a növényi rostokban gazdag, de alacsony MNA-tartalommal rendelkező fajokat fogyasztják; ilyenek a fűféléket fogyasztó juhok (*Ovis aries*), vagy az afrikai szavannákon legelésző patások (McNaughton, 1988; Seagle & McNaughton, 1992). A tengely másik végén a lombevők („browser” vagy „concentrate selectors”) állnak, amelyek elsősorban olyan élőhelyeket tudtak meghódítani, ahol a növényi rostokban viszonylag szegényebb, de MNA-ban gazdag fás növények



találhatóak. A csoport hazai képviselői közé tartozik például az európai őz (*Capreolus capreolus*) is (Mátrai et al., 2004).

A két szélsőséges táplálkozási kategória ritkán figyelhető meg tisztán a fajoknál. A növényevők többsége a két szélsőérték között helyezkedik el, és táplálékukban a két típus adott arányban keveredik. Hasonló köztes táplálkozást figyeltünk meg a tatárszentgyörgyi üregi nyulak esetében is. Itt csak a nyári mintavételi eredményekkel tudunk számolni. Az összetételben jelentős volt az egyszikű dominancia, ami mellett különböző kétszikű lágú és fässzárú fajok is megjelentek a kínálattól függően. A bugaci borókásokban történt vizsgálatok (Mátrai et al., 1998; Katona et al., 2004) eredményei is megerősítik a kínálatfüggő táplálék-összetétel alapján történő fogyasztást, azonban emellett szezonalitásról is beszámolnak. Tavasszal és ősszel az üregi nyulak tápláléka elsősorban a fűfélék közül kerül ki, míg a nyári és a téli időszakok táplálékhiányát a fässzárú cserjék hajtásaival pótolják. A mintázatbeli különbség lehetséges oka az élőhelyek közötti különbségekkel magyarázható, hisz a tatárszentgyörgyi terület gyepterítése magasan felülmúlja a bugaci élőhelyét. Mindezek alapján a Kiskunsági Nemzeti Park borókásaiban élő üregi nyulak is köztes táplálkozásúak, amelyek rugalmasan alkalmazkodnak a kínálathoz és a szezonális változásokhoz.

Más nyúlfajoknál is végeztek összehasonlító elemzést az elfogyasztott és a kínálatban szereplő növényfajokra nézve. Hudson és munkatársai (2005) egy Mexikóban élő floridai üreginyúl (*Sylvilagus floridanus*) populáció táplálékösszetételét vizsgálták. Vizsgálataikban magas preferenciát tapasztaltak a fűfélékre a nedves évszakban, míg a száraz időszakban a kétszikűek és a fässzárúak preferenciáját mérték. Peitz munkatársaival (1997) egy oklahomai populációnak a szezonális táplálék-összetételét vizsgálta. A táplálék több, mint a felét olyan fűfélék tették ki, amelyek aránya közel állandó volt a téli és nyári időszakban, azonban más-más fajokból tevődött össze. A kétszikűeket nyáron, míg a fás növényeket télen fogyasztották nagyobb arányban. A táplálékuk protein-tartalma egyik évszakban sem érte el az elméletileg ideálisnak tartott mennyiséget, továbbá a téli táplálékuk magasabb tápanyag-tartalommal rendelkezett, mint a nyári. Ennek a tápanyagellátottsági eltérésnek a hátterében az állhat, hogy más növénycsoportokhoz képest a nyári fűfélék gyors öregedésük miatt hamar elveszítik magas protein tartalmukat. Ilyen rugalmas táplálkozású a havasi nyúl (*Lepus timidus*) is, amely a táplálék összetételét szintén a táplálék szezonális elérhetősége szerint változtatja; nyáron főleg fűféléket, míg télen a rosszabb minőségű hajtásokat fogyasztja (Hulbert et al., 2001).

A növények konstitutív védelmét és egyben a szilárdítását szolgáló cellulóz- és rost-tartalomtól kívül fontos fogyasztás-befolyásoló szerepe van az MNA-k mennyiségének és minőségének. Ezen anyagok elkerülésének vagy éppenséggel elviselésének fiziológiai és

viselkedési költségei között trade-off kapcsolat figyelhető meg. A fiziológiai költség a szervezet mérgeztelenítése, a mérgezés által kiváltott fiziológiás stressz vagy más egyéb MNA fogyasztásból fakadó negatív következmények. A viselkedésben megnyilvánuló költségeket, a legkedvezőbb növényi részek felkutatásáért folytatott tevékenység jelenti (pl.: energia, idő és utazási távolság). A legelésző-lombevő („grazer-browser”) tengely analógiájára a fajokat szintén el lehet helyezni egy olyan tengelyen, ahol az MNA-kkal szembeni védekezést két szélsőséges kategória alkotja: az elkerülés (viselkedési adaptáció) és elviselés (fiziológiai adaptáció) („avoidance-tolerance”) (Hofmann, 1989; Iason & Villalba, 2006). Mindkét kategória az MNA-k negatív hatásainak kijátszására törekszik, viszont a megvalósításuk teljesen eltérő módon történik.

Az MNA-kat elkerülő a viselkedésük módosításával érik el az MNA-k elkerülését, vagy igyekeznek a lehető legcsekélyebbre csökkenteni a bevitelüket. E mechanizmus alapvető feltétele a nagyfokú válogatásra való képesség. A szelektálást érzékeny érzékszervek segítségével végzik. A tengely másik felén az elviselők állnak, amelyek az erős fiziológiai adaptációjukra és toleráló képesséjükre támaszkodnak, mellőzve a viselkedésbeli elkerülést. Valójában nem létezik olyan növényevő, amely kizárólag csak az egyik táplálkozási típust követné, és még a legszélsőségesebb specialisták is alkalmaznak olykor viselkedéssel összefüggő védekező mechanizmusokat (Iason & Villalba, 2006). Megfigyelték, hogy a specialistának számító zöld gyűrűsfarkú-erszényes (*Pseudochirops archeri*), a közel száz fafajból álló társulásból csak négy magas MNA-tartalommal rendelkező faj idősebb leveleit fogyasztotta, míg a fák más részeinek fogyasztása csak bizonyos időszakokra korlátozódott (Jones et al., 2006). A szintén magas fiziológiai toleranciával rendelkező koalák (*Phascolarctos cinereus*) is az *Eucalyptus* denzitásától függően váltanak át egyik foltól a másikra (DeGabriel et al., 2010), vagy a különböző minőségű hajtások között válogatnak (Lawler et al., 1998). Iason és Villalba (2006) azzal a felvetéssel él, hogy a növényevő fajok viselkedés-alapú mérgező növény elkerülése szorosan összefügg a faj fiziológiás potenciáljával, amelyeket nem lehet szétválasztani egymástól, így a jövőben a tanulmányozásuk is csak együtt képzelhető el.

Az üregi nyúl táplálkozását alapvetően meghatározza, hogy a mozgáskörzete kis területre korlátozódik, és még táplálkozni sem jár el messzire (Moreno & Villafuerte, 1995; Richardson et al., 2002). Ennek egyik legnagyobb előnye, hogy ismeri az élőhelyének növény-kínálatát, aktuális minőségét és azok lehetséges hatásait. Hosszabb időtávon nézve a legelés hatásait, azt tapasztaljuk, hogy a preferált fajok részaránya csökken, míg a mérgezőek vagy a táplálkozásra kevésbé alkalmasak felhalmozódnak (Harris et al., 2003; Myrsterud, 2006). Mi is ezt kaptuk az 5. vizsgálatban.

A köztes táplálkozású fajok szükség szerint könnyen átválthatnak egyik táplálékról a másikra. Ez a fajta plaszticitás figyelhető meg az elkerülés-elviselés tengelyénél is. A megfigyeléseink azt mutatták, hogy az üregi nyulak által legelt vegetáció jelentős részét néhány fűféle alkotta. Ezzel szemben a táplálékukban elforduló kétszikűek alacsony arányához gazdag fajösszetétel tartozott, ami a kínálathoz képest sokkal nagyobb arányban jelent meg. A vizsgálatunk eredménye arra utal, hogy az üregi nyúl szelektálva fogyasztja az egyes kétszikű fajokat, feltehetően a táplálkozásban betöltött kémiai minőségük alapján. Más vizsgálatok is megerősítik, hogy az üregi nyúl alapvetően a fűfélék fogyasztását preferálja a kétszikűekkel szemben (Chapuis, 1990). A táplálkozási mód kategorizálásánál mindenképpen figyelembe kell venni az ökológiai kényszerekből adódó választást, ami nem feltétlenül egyezik az állat preferenciájával (Shipley et al., 2009). Ennek megfelelően a többi növényevő fajhoz hasonlóan az üregi nyúl is elhelyezhető az elkerülők-elviselők tengelyén. A jelenlegi adatok alapján a nyulak nem tekinthetők tisztán sem elkerülőnek sem pedig elviselőnek, így ez a faj mindenképpen egy köztes kategóriába sorolható, és az élőhely kínálati viszonyaitól függően optimalizál a két táplálkozási típus között.

### **Az érzékelés szerepe és a táplálkozási preferenciák**

A növényevő a tápnövény elfogyasztása előtt tájékozódik annak minőségéről, fogyaszthatóságáról és várható hatásairól (Provenza et al., 1992; Provenza et al., 1998). A fiziológiai receptoroktól és az érzékszervekből érkező jelek feldolgozásának komplex folyamatát a központi idegrendszer végzi, és befolyásolja az állat további viselkedését. Az állat az adott növényt a pillanatnyi preferenciáinak megfelelően elfogyasztja vagy elkerüli. Ezt a szelektálást a különböző szintű és erősségű fiziológiai mechanizmusok szabályozzák.

A prenatális és fiatalkori hatások erőteljesen befolyásolják az utódok felnőttkori táplálék preferenciáját, mert az utód magzatként szoros fiziológiai kapcsolatban van az anyjával, és ez a kapcsolat születését követően kiegészül még a szociális ingerekkel (Galef et al., 1984; Bilkó et al., 1994; Galef & Giraldeau, 2001; Mennella et al., 2001). Az anya táplálékának főbb komponensei kémiai információt hordoznak az elfogyasztott növény minőségéről. Az anya véráramában keringő anyagokkal a magzat a méhlepényen keresztül érintkezik, míg a születés után azok az anyatejen keresztül juthatnak át az utódba (Galef & Henderson, 1972; Bilkó et al., 1994). Az utódok ezekhez hasonló komponenseket fognak majd előnyben részesíteni a felnőttkori táplálékukban az ismeretlen komponensekkel szemben. A több állatfajon is kimutatott prenatális tanulás mérhető volt az utódok fiatalkori és felnőttkori táplálékpreferenciájában. Vemhes házi nyulakat magas illóolaj-tartalmú kakukkfűvel és borókéval etetve az utódok szintén kakukkfű, illetve boróka

kedvelők lettek, annak ellenére, hogy a tesztnél használt növények mérgezőnek számítanak (Altbäcker et al., 1995). Nolte munkatársaival (1992) anyajuhok tejét vöröshagyma és fokhagyma kivonattal kezelte, és az illatosított tejet kínálták fel a báránynoknak. A felnövekedett utódok azt a tápot preferálták, amelyiknek a szaga megegyezett a szoptatáskor tapasztalttal. Ezekből a példából láthatjuk, hogy ezek az imprinting típusú tanulási formák olyan erősek, hogy mérgező növények fogyasztására is meg lehet tanítani az utódokat (Galef & Henderson, 1972).

A szociális anyai hatások olyan hasznos ismeretekkel látják el az utódot, amelyek segítik őt az önálló életben. A méhen belüli és a szoptatáskori ízeken és szagokon keresztüli ismeretátadás elősegíti, hogy az utód az elválasztást követően az adott élőhelyének a fogyasztásra legmegfelelőbb fajait válassza táplálékkul (Galef & Henderson, 1972; Bilkó et al., 1994; Hudson et al., 1996). Az anya táplálék preferenciájának követése adaptív tulajdonságnak tekinthető, hisz az anya által elfogyasztott fajok nem okozták a pusztulását, továbbá az ő korábbi táplálkozással kapcsolatos tapasztalatait is tartalmazza. A vemhes és laktáló nőtények sokkal érzékenyebben reagálnak az ismeretlen és erős illatú táplálék elfogadására (Koch & Ehret, 1989), amivel indirekt módon egy biztonságos táplálékösszetétel iránti preferenciát adnak át kicsinyeiknek. Az anya érzékeny preferenciája megóvhatja a sérülékenyebb utódokat a mérgező anyagoktól.

Az elválasztást követően a fiatal egyedek önálló táplálkozásra kényszerülnek. A táplálékválasztással kapcsolatos döntési folyamatokat a növényevők érzékszerveinek érzékenysége, a prenatális és fiatakkori hatások, valamint a felnőttkori egyéni tapasztalatok befolyásolhatják. Különböző szintű és bonyolultságú fiziológiai szabályozó mechanizmusok befolyásolják a szükséges tápanyagok felvételének és az elkerülendő toxinok érzékeny fiziológiai egyensúlyának optimalizálását (pl.: Provenza, 1995; Launchbaugh et al., 2001; Pfister et al., 2002; Simitzis et al., 2008). Kutatásaink során terepi és laboratóriumi vizsgálatokat végeztünk a táplálékválasztás mechanizmusainak feltérképezésére. A táplálékválasztásos tesztjeinkben (lásd 3. vizsgálat) kimutattuk, hogy a nyulak érzékszerveinek érzékenysége alkalmassá teszi őket a fajon belüli finom különbségek feltérképezésére és szétválasztására, amit más vizsgálatok is megerősítenek (Altbäcker et al., 1995; Villalba et al., 2004). Terepi vizsgálataink eredményeiből (lásd 1. és 2. vizsgálat) megtudhattuk, hogy a juhok is képesek a tápnövények egyedi különbségeinek felismerésére, és ennek megfelelően táplálkoznak. Az elektronikus-orrall kapcsolatos illatelemzéseinkben megállapítottuk, hogy a juhok és a nyulak hasonló módon különböztetik el a különböző minőségű táplálékot (lásd 2. és 3. vizsgálat).

Az egyéni tanulás mellett bizonyos szociális rendszerben élő fajok esetében jelentős előnnyel jár, ha az egyéni tapasztalat mellett szociális tanulás is kialakul. Ez jelentősen leegyszerűsíti a próba-szerencse típusú tanulásból fakadó hibázást (Thorhallsdottir et al., 1990a). A

juhok vagy a szarvasmarhák társas állatok lévén csoportosan legelnek, és vizuálisan könnyen eltanulhatják fajtársaiktól a fogyasztásra érdemes tápnövényeket (Thorhallsdottir et al., 1990b; Ralphs et al., 1994; Boissy & Dumont, 2002). A vizuális érzékelést, a szaglással és az ízleléssel kiegészítve felhasználják az egyedek a tápnövény azonosítására, így komplexebb képet kaphatnak a táplálék minőségéről. A fiatal bárány az anyja közvetlen közelében marad, és figyelemmel kíséri az általa fogyasztott és elkerült növényeket (Thorhallsdottir et al., 1987). Nem csak az anyától, hanem más fajtárstól is tudnak tanulni, mint például egy idősebb anyajuhtól vagy egy másik báránytól, igaz, kisebb hatékonysággal (Thorhallsdottir et al., 1990a). Gazdasági megfontolásokból az USA bizonyos déli államaiban a gazdák módszeresen eltávolítják az állományaikból a csüdfüvet (*Astragalus* sp., *Oxytropis* sp.) legelő szarvasmarhákat, mielőtt a társaik eltanulnák tőlük ennek a mérgező fajnak a fogyasztását, és egy csüdfü mentes legelőre szállítják őket (Torell et al., 2000). Az üregi nyulak szintén szociális rendszerben élnek (Richardson et al., 2002; von Holst et al., 2002), bár a táplálékválasztásukban a látvánnyal szemben főleg az ízérzékelésnek és a szaglásnak van jelentős szerepe (Hudson, 1999; Hudson & Distel, 1999). A felnőtt korban történő, egymástól való szociális tanulás nem jellemző erre a fajra, helyette a prenatális időszakban és a szoptatáskor ért ingereknek van nagyobb szerepe (Bilkó et al., 1994; Altbäcker et al., 1995; Hudson et al., 1996).

A fogyasztás utáni neurofiziológiás visszacsatolási mechanizmusok szintén segíthetik az MNA tartalmú táplálék optimális arányú választását vagy általánosan a táplálkozással kapcsolatos döntéshozást (Silanikove et al., 2001; Duncan & Young, 2002; Provenza et al., 2003). A növényevő táplálkozása során az egyes érzékszervekből érkező jeleket és a táplálék beltartalmi tulajdonságait a központi idegrendszer dolgozza fel, a hatásukat integrálja és a tapasztalatokat összekapcsolja a kémiai tulajdonságokkal (Small & Prescott, 2005). Az MNA-k elfogyasztása után a tünetekre érkező viselkedési válasz csak késleltetetten jelenik meg (Provenza, 1995). Ha a táplálékban lévő komponensek mérgező hatást váltanak ki, akkor averzió alakul ki, ha pozitív a hatás, akkor preferencia (Provenza et al., 1992; Provenza, 1996). A jövőbeli táplálkozáskor a növényevőnek a tápnövény ízét vagy illatát elegendő csak összepárosítania a korábban érzett fiziológiás tapasztalatokkal, aminek segítségével gyors és kisebb kockázattal járó döntéshozás válik lehetővé (Tronson, 2001). A fogyasztás utáni visszacsatolós mechanizmusokból fakadó válaszok automatikusan jelentkeznek, nélkülözve mindenféle kognitív képességet (Raynor & Epstein, 2001). Provenza és kollégái (1994) ezt a szabályozó mechanizmust úgy szemléltették, hogy juhokat a kalóriadús táplálék elfogyasztása után mély altatásban mérgezési tüneteket kiváltó LiCl-oldattal kezeltek. A tünetek megjelenése után az adott táplálékkal szemben a későbbiekben elkerülők lettek, tehát a juhok preferenciája automatikusan módosult a fiziológiai válaszok

hatására, a negatív tapasztalat okának pontos ismerete nélkül. Hasonló jelenség lehet a táplálékválasztásos tesztjeink hátterében is (lásd 3. vizsgálat), amikor naiv házi nyulak egy csoportjának boróka ágat, míg a másik csoportnak egy semleges táplálékot kínáltunk fel. A kísérlet szerint a borókával etetett nyulak óvatosabban fogyasztották a borókával szagositott tápot.

Eredményeinket más vizsgálatokkal összevetve feltételezhető, hogy bizonyos generalista növényevők táplálékválasztása hasonló döntési mechanizmusokon alapul, mert a hasonló környezetben élő növényevőket közel azonos szelekciós hatások érik (McNaughton, 1988; van Wieren, 1996; Rogosic et al., 2006a). A táplálékpreferenciákon alapuló döntési mechanizmusok az egyéni tapasztalattal egészülnek ki, és plasztikusan formálódnak az egyed élőhelyének környezeti feltételeinek megfelelően. Ennek segítségével a különböző növényevő fajok hasonló védekezési mechanizmusokkal vehetik fel a versenyt a növényi mérgekkel szemben (Fowler, 1983).

### Hibázás a táplálkozásban

Bizonyos táplálkozási szokásokat ugyan befolyásolhatnak az MNA-k, de számos táplálkozási szokás nem feltétlenül magyarázható kizárólag az MNA-k koncentrációjával vagy jelenlétével (Baraza et al., 2005). A terepi és a laboratóriumi vizsgálatainknál egyaránt találgoztunk olyan táplálkozásbeli anomáliákkal, amik elütöttek az átlagos vagy várt mintázattól, és amelyek okára nem találtunk megfelelő magyarázatot. Az állat bizonyos szituációban nem tud teljesen optimálisan választani, habár a legtöbb vizsgálatnak ez az egyik előfeltevése. Ennek megfelelően előfordulhat, hogy a növényevő rosszul méri fel a saját méregtelenítő kapacitását vagy belső szükségleteit, és végül mérgezést szenved el. A táplálkozáskor felmerülő hibaforrások, vagy az optimálistól való eltérés lehet fiziológiai, érzékelési, viselkedésbeli, tanulási korlátokból eredő, amelyek külön-külön vagy akár együtt is előfordulhatnak (Iason & Villalba, 2006).

Talán az egyik leggyakoribb mérgezést kiváltó ok a hibás érzékelésből fakad. A növényevők tápláléka a legtöbbször több különböző fajt tartalmaz, amelyek befolyásolhatják, zavarhatják egymás élettani hatásait. A sok lehetséges kémiai interakcióból az állat számára olykor nehéz megtalálni az ok-okozati összefüggést az egyes elfogyasztott faj és az okozott élettani hatása között (Lledo et al., 2005). A hibás érzékelés másik speciális esete, amikor az állat egyáltalán nem, rosszul, vagy esetleg a letális mennyiség elfogyasztása után késve érzékeli a mérgező MNA-t (Molyneux & Ralphs, 1992). A táplálék elkerüléséhez, egy bizonyos elfogyasztott anyaggal szembeni averzió kialakításához kondicionálás szükséges, ami a középagy és az idegrendszer hányásért felelős központjának ingerlésével váltható ki (Provenza et al., 1992; Provenza, 1995). Ha az elfogyasztott anyag nem vált ki ingerületet az adott agyi területen, akkor a visszacsatolás mechanizmusán alapuló tanulási folyamatok sem következnek be (Garcia et al., 1966; Ralphs &

Provenza, 1999). Az adott faj tanulási képességének korlátaival is függ a mérgezés létrejötte és annak mértéke.

A növényeknek vegetációs és szezonális ciklusokhoz kötött folyamatosan változik a mennyisége, a beltartalmi minősége, valamint az MNA-tartalma (Nerg et al., 1994). A növényevőknek ezért érdemes folyamatosan figyelemmel kísérni a lehetséges tápnövények minőségét, ugyanis bizonyos tápanyag-toxin aránynál már megérheti a fogyasztásuk, vagy épp ellenkezőleg, indokolt lehet az átváltás egy másik, kedvezőbb tulajdonságú táplálékra (Provenza, 1995). A számukra ismeretlen növények fogyasztása a mérgezés veszélyének kockázatát rejtí magában. Az ismeretlen táplálék minőségét a lehető legóvatosabban kivitelezett próbakóstolásokkal ellenőrzik (Provenza et al., 1990; Provenza et al., 1992). A mérgezés kockázata csökkenthető, ha a próbakóstolással magukhoz vett növényi anyag mennyisége alacsony. A növény toxintartalma a mennyiséggel arányosan szintén alacsony lesz, viszont elegendő lehet a növények beltartalmi értékének felméréséhez. Ha az állat csak kis mennyiséget fogyaszt egy új táplálékból, akkor várhatóan az általa kiváltott tünetek is enyhébb lefolyásúak lesznek. Hasonló jelenség lehet annak a megfigyelésnek a hátterében is, amikor a mérgező kétszikű fajok alacsony arányban voltak jelen a tatárszentgyörgyi borókásban élő nyulak táplálékösszetételében (5. vizsgálat, Markó et al., 2011b).

Viselkedési szinten megjelenő tévesztések is előidézhetnek mérgezést. Az új táplálékkal szemben megjelenő táplálkozási neofóbia kulcsfontosságú lehet az egyed túlélése szempontjából (Scott et al., 1996; Van Tien et al., 1999). A táplálkozási neofóbia olyan táplálkozást gátló, magas adaptív értékkel bíró viselkedési forma, ami megóvjá a növényevőt a túl nagy mennyiségű új vagy ismeretlen eredetű táplálék elfogyasztásától (Kimball & Nolte, 2005). A naiv házi nyulakon végzett táplálékválasztásos vizsgálateinkben hasonló jelenséggel találkoztunk, amikor különböző mennyiségű illóolaj komponenssel vagy csak az illóolaj illatával kezeltük a táplálékukat. A különböző mennyiségű illóolajok eltérő illat- és íz-intenzitást produkáltak, ami a nyulak számára sokkal erősebb averziót váltott ki, mint a komponensbeli különbségek. Ugyanezt a fogyasztásbeli mintázatot figyeltük meg, amikor csak a táplálék illatát módosítottuk. A neofóbia eltérő mértékű, de hasonló tendenciájú mintázatával találkoztunk mindkét kezelési csoportban. A növényevők az erősebb illatokat a magasabb illóolaj-tartalommal kapcsolják össze, ami általános érvényű szabályszerűség lehet (Narjisse et al., 1996; Estell et al., 2005). A juhok hasonló óvatossággal, magas táplálkozási latenciával viszonyultak az intenzív illatú, ismeretlen táplálékhoz (Augner et al., 1998; Van Tien et al., 1999). Ez a viselkedés olyan erős lehet, hogy a mérgezést elszenvedett legelésző a negatív tapasztalatot az új és szokatlan tápláléknek tulajdonítja, nem az ismerős tápláléknek (Kimball & Nolte, 2005).

A juhok előnyben részesítik a már ismert táplálékot az ismeretlennel szemben (Simitzis et al., 2005), ami különösen fontos, ha egy ismeretlen környezetben kell különböző táplálékok közül választaniuk (Burritt & Provenza, 1997; Villalba et al., 2009). A jelenség hátterében a kockázat-minimalizálása állhat, hiszen az ismerős növények választásánál a hatását is biztosabban meg tudják becsülni, így könnyebben be tudják tartani a fogyasztási korlátokat (Schwartz et al., 1980b). Az ismeretlen növények várható élettani hatásaival szembeni tapasztalatlanság elsősorban akkor okozhat komoly problémát, ha egy adott élőhelyre egy új növény kerül be, vagy a növényevőt egy ismeretlen környezetbe telepítik át (Fowler, 1983; Provenza et al., 1992). Az együttélés hiányából fakadóan a háziállatoknál nagyobb eséllyel várható táplálkozásból fakadó mérgezés a természetes társulások növényevőjéhez képest (Ralphs, 2002).

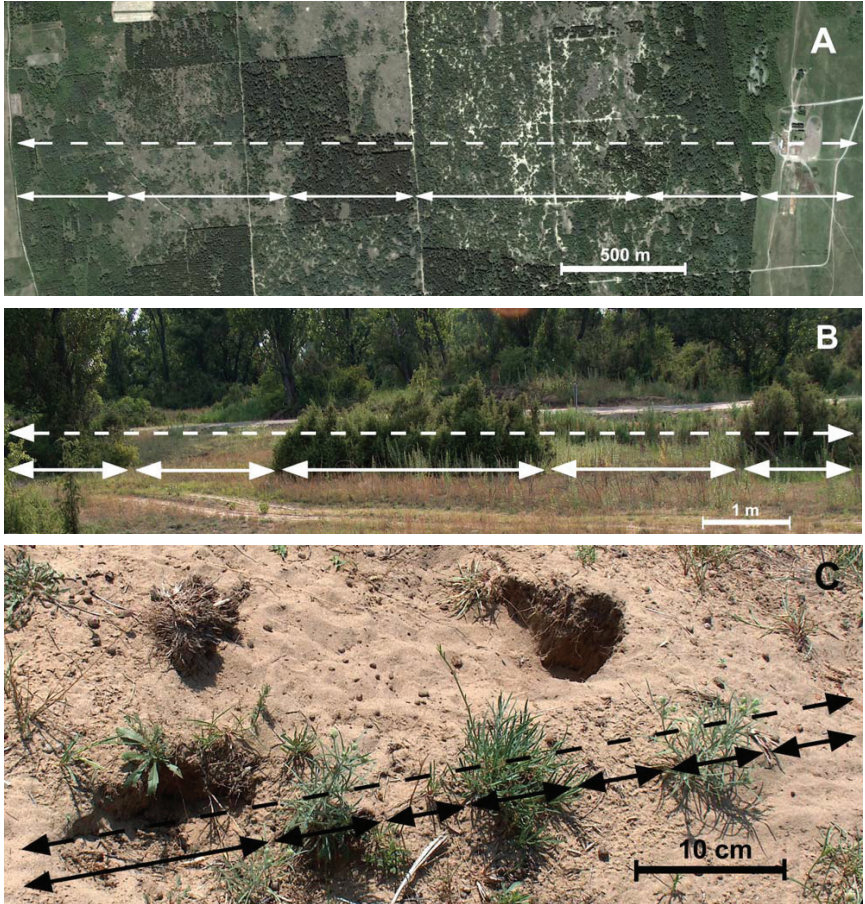
### A térbeli mintázatok szerepe a táplálkozásban

Különböző tájléptékű élőhelyeken a biotikus és az abiotikus hatások hierarchikusan jelentkeznek az egyes szinteken, befolyásolva ezzel a vegetáció szerkezetét és a növényevők faji összetételét (Adler et al., 2001). A Dél-amerikai sivatagi és félsivatagi élőhelyek tanulmányozásakor csoportosították azokat az egyes térbeli léptékekhez tartozó főbb faktorokat, amelyek hatást gyakoroltak a vegetáció szerkezetére (Bisigato et al., 2009). A nagy kiterjedésű földrajzi területek szintjénél – táj és társulás – a növényzet szerkezetét alapvetően a terület klimatikus és talajtani viszonya határozzák meg, míg egy finomabb skálán mozgó (növény mozaik, folt, foltos belüli) különbségeknél a biotikus hatások, mint például a legelés vagy a növény-növény interakciók is kimérhetők.

A térbeli mintázatok leírásánál fontos a vegetáció funkcionális csoportjainak egymáshoz viszonyuló elhelyezkedése, a folt mérete és alakja, aminek a heterogenitása a felbontástól függően változik (Aguir & Sala, 1999; Adler et al., 2001). A hasonló fragmentumból álló mozaikos egységek csökkentik a térbeli heterogenitást, míg a különbözőek növelik (**5. Fotó**). A Duna-Tisza közí, félsivatagi klímájú homokhátságok borókásaiban is megfigyelhető a mozaikos szerkezetű heterogenitás (**3. és 4. Fotó**), ezért a KNP egymástól izolált boróka populációiban végzett vizsgálataink alkalmasak a térbeli mintázatok leírására és bemutatására (Kertész et al., 1993). Az ötödik vizsgálatunkban a tatárszentgyörgyi boróka foltok közötti gyepek szerkezetét vizsgáltuk. A vizsgálataink kivitelezésekor figyelembe vettük a vizsgálni kívánt faktoroknak a térbeli mintázatokra gyakorolt lépték arányos szerepét és ezek hierarchikus viszonyát. Az üregi nyulak által elfoglalt borókafoltok körül a lágyszárú vegetáció nyíltabbá és heterogénebbé vált a nyúl nélküli területekhez képest. A mintázatbeli eltéréseken túl az edényes növények borításában jelentős távolságfüggő hatást is találtunk. Habár a mintavétel léptéke lehetőséget adott volna a



növények közötti biotikus interakciók terepi kimutatására is, ezeket a hatásokat csak laboratóriumi körülmények között tudtuk kimutatni. Feltehetőleg terepi körülmények között még finomabb felbontás lett volna indokolt a gyengébb hatások kimutatására.



**5. Fotó** Különböző skálán bemutatott vegetációs mozaikok a tatárszentgyörgyi borókásban. A heterogén mintázatokat szaggatott vonallal, míg a homogén mintázatokat folytonos vonallal ábrázoljuk. Tájszintű skála (A Fotó, Google Earth): különböző élőhely mozaikok váltakozása; Társulás szintű skála (B Fotó, Markó G.): fás és lágyszárú mozaikok váltakozása; Egyed szintű skála (C Fotó: Markó G.): különböző fajba tartozó egyedek váltakozása; az egyes foltok között nyílt homok felszín található).

A térbeli heterogenitás kialakulását és a növényevők táplálkozásának vegetáció formáló szerepét széles körben vizsgálták már. A természetes élőhelyeken található vegetáció olyan különböző méretű és kémiai minőségű, heterogén foltok keverékéből áll össze (Adler et al., 2001; Bisigato et al., 2009), amelyekből a növényevők kikeresik a számukra legideálisabb és leginkább hasznosítható táplálékforrást (Iason & Villalba, 2006). Az alternatív táplálékkeresés általános jellemzője, hogy a szükséges források felkutatásához kisebb-nagyobb távolságok leküzdésével juthatnak hozzá. A források minőségétől és térbeli eloszlásától függ az állatok utazási ideje, amit két folt között kell megtenniük (pl.: Wilmschurst et al., 2000). A legkisebb elmozdulás a fej elmozdításával érhető el, amikor a növényevő ugyanazon növény különböző részeit szelektíven rágja le; a léptéket növelve a hasonló fajú növényeket fogyasztja ugyanabban a táplálékfoltban. Ennél is nagyobb skálán tanulmányozva a táplálkozást, a növényevők foltok vagy élőhelyek közötti átváltásáról beszélhetünk (Duncan & Gordon, 1999; WallisDeVries et al., 1999). Az általunk vizsgált borókásokban az üregi nyulak kis mozgáskörzetű területhasználatuk miatt szinte teljesen eltűntettek bizonyos edényes növényeket (lásd 5. vizsgálat). A nyulak szelektív rágásukkal a gypszint heterogenitását csökkentették, míg társulás szintjén növelték azt, mivel a nyílt homokfelszín is megjelent a gyp-fásszárú mozaikok mellett. A növényevők kis foltokban történő szelekciós hatásainak és táplálkozási szokásainak mintázatai fogják kialakítani a nagyobb léptékű mintázatokat, ami akár tájszintű átformálást is eredményezhet (WallisDeVries et al., 1999; Harris et al., 2003).

A növényevők faji összetétele és denzitása befolyásolja az adott vegetáció faji és térbeli szerkezetét, valamint stabilitását (Harris et al., 2003). A környezet eltartó képességét meghaladó legelés túllegeléshez vezet, ami a társulás diverzitásának csökkenését, mérgező és a fogyasztásra kevésbé alkalmas fajok feldúsulását eredményezi (Mysterud, 2006). Bizonyos területek eleve érzékenyebbek a túllegelésre. A sivatagi, félsivatagi és hegyvidéki területek általában érzékenyebbek a túlzott legelésre vagy legeltetésre, mint a mérsékelt égöv gyepes pusztái, aminek oka a talaj minőségében és annak szervesanyag tartalmában keresendő (Mysterud, 2006). A tatárszentgyörgyi borókás üregi nyulainak szelektív rágásának következtében a bűvölyhűkhöz közel kimutathatóan elfogytak a fogyasztható fajok, és megmaradtak a fogyasztásra kevésbé alkalmas mérgezők (lásd 5. vizsgálat). Más vizsgálatok eredményei arra mutatnak rá, hogy a területről a legelésnek legkevésbé ellenálló fajok fognak először eltűnni (Augustine & McNaughton, 1998; Hart, 2001). Természetvédelmi szempontból aggályos lehet a háziállatokkal történő túllegeltetés, mert elfogyasztják a kedvezőbb tulajdonságú növényeket, így a természetes élőhelyek növényevői számára már csak a mérgezőbb növények fogyasztása marad (Ralphs, 2002).

A tüzek terjedését és intenzitását a természetes társulások növényevői a mozaikos élőhely struktúra kialakításával, a különböző növények funkcionális csoportjainak heterogénné tételével befolyásolhatják. A bozóttüzekkel sújtott élőhelyeken a tüzek gyakorisága természetes módon, a helyi növényevők táplálkozása eredményeként csökkenhet. Az afrikai szavannák füves pusztáin legelésző patások a talaj felszínén található fűféléket lelegelve csökkentik a szerves biomasszát, jelentősen csökkentve a szavannatüzek kialakulását, így a fás vegetáció egyre nagyobb teret tud meghódítani (van Langevelde et al., 2003). Egy kisebb léptékű, a hazai ősbőrökások száraz gyeptársulásával foglalkozó égetéssel vizsgálatban is hasonló eredményt kaptak (Ónodi et al., 2008). A vizsgált ökológiai rendszerben a tűz terjedésének esélyét a juh és a nyúl is hatékonyan tudta csökkenteni a száraz biomassza lelegelésével. A két faj táplálkozási szokása ugyan eltér egymástól, de lokális szinten a tevékenységükkel tájleptékű hatásokat tudnak produkálni, elősegítve a heterogén mozaikos élőhely kialakulását.

A hazai félsivatagi társulásaink nem alkalmazkodtak az egyre gyakoribbá váló bozóttüzek kialakulásához, ezért nálunk a tűz az egyik legjelentősebb élőhely-formáló tényező (Ónodi et al., 2008). Hazai viszonylatban ez a probléma elsősorban a növekvő emberi zavarásnak köszönhető, míg világviszonylatban a klímaváltozással is összefüggésbe hozható (Briggs & Knapp, 1995; Fernandes, 2001). A növényevők élőhely formáló szerepének természetvédelmi hasznosítását a konzerváció biológiával foglalkozó szakemberek figyelmébe ajánlva, a hosszútávú tájgazdálkodási programok részévé kellene tenni, mint a tűz elleni védekezés egyik lehetséges eszközét.

---

## Irodalomjegyzék

- ADAMS, R. P. 1998. The leaf essential oils and chemotaxonomy of *Juniperus* sect. *Juniperus*. *Biochem Syst Ecol* 26:637-645.
- ADAMS, R. P., NGUYEN, S. & LIU, J. Q. 2006. Geographic variation in the leaf essential oils of *Juniperus sabina* L. and *J. sablina* var. *arenaria* (E.H. Wilson) Farjon. *J Essent Oil Res* 18:497-502.
- ADAMS, R. P. & PANDEY, R. N. 2003. Analysis of *Juniperus communis* and its varieties based on DNA fingerprinting. *Biochem Syst Ecol* 31:1271-1278.
- ADAMS, R. P., PANDEY, R. N., LEVERENZ, J. W., DIGNARD, N., HOEGH, K. & THORFINNSSON, T. 2003. Pan-Arctic variation in *Juniperus communis*: historical biogeography based on DNA fingerprinting. *Biochem Syst Ecol* 31:181-192.
- ADLER, P. B., RAFF, D. A. & LAUENROTH, W. K. 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia* 128:465-479.
- ÅGREN, J., DANELL, K., ELMQVIST, T., ERICSON, L. & HJÄLTÉN, J. 1999. Sexual dimorphism and biotic interactions, pp. 217-246, in GEBER M. A., DAWSON T. E., DELPH L. F., (eds). Gender and sexual dimorphism in flowering plants. Springer-Verlag, New York.
- AGUIAR, M. R. & SALA, O. E. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends Ecol Evol* 14:273-277.
- AGULAR, R. & WINK, M. 2005. How do slugs cope with toxic alkaloids? *Chemoecology* 15:167-177.
- ALMÁDI, L., KOVÁCS-LÁNG, E., MÉSZÁROS-DRASKOVICS, R. & KALAIPOS, T. 1986. The relationship between the transpiration and photosynthesis of xerophytic grasses. *Abstr Bot* 10:1-16.
- ALMQUIST, A. C., FÄLDT, J., YART, A., CHEVET, Y., SAUVARD, D., LIEUTIER, F. & BORG-KARLSON, A. K. 2006. Host selection in *Tomicus piniperda* L.: Composition of monoterpene hydrocarbons in relation to attack frequency in the shoot feeding phase. *Z Naturforsch C* 61:439-444.
- ALTBÄCKER, V. 1998. Növény-növényevő kapcsolatok vizsgálata homoki társulásokban. [Plant-herbivore interactions in sand vegetations], pp. 123-145, in FEKETE G., (ed). A közösségi ökológia frontvonalai [Frontiers in community ecology]. Scientia, Budapest.
- ALTBÄCKER, V., HUDSON, R. & BILKÓ, A. 1995. Rabbit-mothers diet influences pups later food choice. *Ethology* 99:107-116.
- ANGIONI, A., BARRA, A., RUSSO, M. T., CORONEO, V., DESSI, S. & CABRAS, P. 2003. Chemical composition of the essential oils of *Juniperus* from ripe and unripe berries and leaves and their antimicrobial activity. *J Agr Food Chem* 51:3073-3078.
- APARICIO, R., MORALES, M. T. & ALONSO, M. V. 1996. Relationship between volatile compounds and sensory attributes of olive oils by the sensory wheel. *J Am Oil Chem Soc* 73:1253-1264.
- ARAB, A. & TRIGO, J. R. 2011. Host plant invests in growth rather than chemical defense when attacked by a specialist herbivore. *J Chem Ecol* 37:492-495.
- ARIMURA, G., KOST, C. & BOLAND, W. 2005. Herbivore-induced, indirect plant defences. *Bba-Mol Cell Biol L* 1734:91-111.
- ARNOLD, T. M. & TARGETT, N. M. 2002. Marine tannins: The importance of a mechanistic framework for predicting ecological roles. *J Chem Ecol* 28:1919-1934.
- AUGNER, M., PROVENZA, F. D. & VILLALBA, J. J. 1998. A rule of thumb in mammalian herbivores? *Anim Behav* 56:337-345.

- AUGUSTINE, D. J. & MCNAUGHTON, S. J. 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: Herbivore selectivity and plant tolerance. *J Wildlife Manage* 62:1165-1183.
- BABY, R., CABEZAS, I., CASTRO, E., FILIP, R. & DE RECA, N. E. W. 2005. Quality control of medicinal plants with an electronic nose. *Sensor Actuat B-Chem* 106:24-28.
- BADI, H. N., YAZDANI, D., ALI, S. M. & NAZARI, F. 2004. Effects of spacing and harvesting time on herbage yield and quality/quantity of oil in thyme, *Thymus vulgaris* L. *Ind Crop Prod* 19:231-236.
- BAISAN, C. H. & SWETNAM, T. W. 1990. Fire history on a desert mountain-range: Rincon Mountain Wilderness, Arizona, U.S.A. *Can J Forest Res* 20:1559-1569.
- BAKKALI, F., AVERBECK, S., AVERBECK, D. & WAOMAR, M. 2008. Biological effects of essential oils - A review. *Food Chem Toxicol* 46:446-475.
- BAKKER, E. S., REIFFERS, R. C., OLFF, H. & GLEICHMAN, J. M. 2005. Experimental manipulation of predation risk and food quality: effect on grazing behaviour in a central-place foraging herbivore. *Oecologia* 146:157-167.
- BALDWIN, I. T. 1998. Jasmonate-induced responses are costly but benefit plants under attack in native populations. *P Natl Acad Sci USA* 95:8113-8118.
- BALDWIN, I. T. & OHNMEISS, T. E. 2000. Optimal Defense theory predicts the ontogeny of an induced nicotine defense. *Ecology* 81:1765-1783.
- BARAZA, E., GÓMEZ, J., HÓDAR, J. & ZAMORA, R. 2004. Herbivory has a greater impact in shade than in sun: response of *Quercus pyrenaica* seedlings to multifactorial environmental variation. *Can J Bot* 82:357-364.
- BARAZA, E., VILLALBA, J. J. & PROVENZA, F. D. 2005. Nutritional context influences preferences of lambs for foods with plant secondary metabolites. *Appl Anim Behav Sci* 92:293-305.
- BARAZA, E., ZAMORA, R. & HODAR, J. A. 2006. Conditional outcomes in plant-herbivore interactions: neighbours matter. *Oikos* 113:148-156.
- BARNEY, M. A. & FRISCHKNECHT, N. C. 1974. Vegetation changes following fire in the Pinyon-Juniper type of West-Central Utah. *J Range Manage* 27:91-96.
- BARTHELMESS, E. L. 2001. The effects of tannin and protein on food preference in eastern grey squirrels. *Ethol Ecol Evol* 13:115-132.
- BATES, J. D., MILLER, R. F. & SVEJCAR, T. 1998. Understory patterns in cut western juniper (*Juniperus occidentalis* spp. *occidentalis* Hook.) woodlands. *Great Basin Nat* 58:363-374.
- BELOVSKY, G. E. 1981. Food plant selection by a generalist herbivore: The moose. *Ecology* 62:1020-1030.
- BELOVSKY, G. E. 1997. Optimal foraging and community structure: The allometry of herbivore food selection and competition. *Evol Ecol* 11:641-672.
- BELSKY, J. A. 1992. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. *J Veg Sci* 3:187-200.
- BEREC, L. 2000. Mixed encounters, limited perception and optimal foraging. *B Math Biol* 62:849-868.
- BERENBAUM, M. R. 1995. The chemistry of defense: Theory and practice. *P Natl Acad Sci USA* 92:2-8.
- BERNSTEIN, I. L. 1999. Food aversion learning: A risk factor for nutritional problems in the elderly? *Physiol Behav* 66:199-201.
- BILKÓ, Á., ALTBÄCKER, V. & HUDSON, R. 1994. Transmission of food preference in the rabbit: The means of information transfer. *Physiol Behav* 56:907-912.
- BISIGATO, A. J., VILLAGRA, P. E., ARES, J. O. & ROSSI, B. E. 2009. Vegetation heterogeneity in Monte Desert ecosystems: A multi-scale approach linking patterns and processes. *J Arid Environ* 73:182-191.



- BLOOR, J. M. G. & GRUBB, P. J. 2003. Growth and mortality in high and low light: trends among 15 shade-tolerant tropical rain forest tree species. *J Ecol* 91:77-85.
- BOISSY, A. & DUMONT, B. 2002. Interactions between social and feeding motivations on the grazing behaviour of herbivores: sheep more easily split into subgroups with familiar peers. *Appl Anim Behav Sci* 79:233-245.
- BRADBURY, J. 2004. Taste perception: Cracking the code. *Plos Biol* 2:295-297.
- BRANCO, M., FERRAND, N. & MONNEROT, M. 2000. Phylogeography of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in the Iberian Peninsula inferred from RFLP analysis of the cytochrome b gene. *Heredity* 85:307-317.
- BRIGGS, J. M. & KNAPP, A. K. 1995. Interannual variability in primary production in tallgrass prairie - climate, soil-moisture, topographic position, and fire as determinants of aboveground biomass. *Am J Bot* 82:1024-1030.
- BRYANT, J. P. 1981. Phytochemical deterrence of snowshoe hare browsing by adventitious shoots of 4 Alaskan trees. *Science* 213:889-890.
- BRYANT, J. P., REICHARDT, P. & CLAUSEN, T. 1985. Plant carbon/nutrient balance - implications for chemical defense. *Abstr Pap Am Chem S* 190:91.
- BRYANT, J. P., REICHARDT, P. B. & CLAUSEN, T. P. 1992. Chemically mediated interactions between woody plants and browsing mammals. *J Range Manage* 45:18-24.
- BUCK, L. & AXEL, R. 1991. A novel multigene family may encode odorant receptors - a molecular-basis for odor recognition. *Cell* 65:175-187.
- BURRITT, E. A. & PROVENZA, F. D. 1997. Effect of an unfamiliar location on the consumption of novel and familiar foods by sheep. *Appl Anim Behav Sci* 54:317-325.
- BUTKIENE, R., NIVINSKIENE, O. & MOCKUTE, D. 2004. Chemical composition of unripe and ripe berry essential oils of *Juniperus communis* L. growing wild in Vilnius district. *Chemija* 19:57-63.
- BUTKIENE, R., NIVINSKIENE, O. & MOCKUTE, D. 2009. Two chemotypes of essential oils produced by the same *Juniperus communis* L. growing wild in Lithuania. *Chemija* 20:195-201.
- BUTKIENE, R., NIVINSKIENE, O., MOCKUTE, D. & MILIUTE, A. 2007. Variety of the essential oils composition of wood, needles (leaves), unripe and ripe berries of *Juniperus communis* var. *communis* growing wild in Druskininkai district. *Chemija* 18:35-40.
- CARPENTER, L. H., WALLMO, O. C. & GILL, R. B. 1979. Forage diversity and dietary selection by wintering Mule deer. *J Range Manage* 32:226-229.
- CASTRO, J., ZAMORA, R., HODAR, J. A. & GOMEZ, J. M. 2005. Ecology of seed germination of *Pinus sylvestris* L. at its southern, Mediterranean distribution range. *Inv Agr: Sist Rec Forestales* 14:143-152.
- CAVALEIRO, C., SALGUEIRO, L. R., DA CUNHA, A., FIGUEIREDO, A. C., BARROSO, J. G., BIGHELLI, A. & CASANOVA, J. 2003. Composition and variability of the essential oils of the leaves and berries from *Juniperus navicularis*. *Biochem Syst Ecol* 31:193-201.
- CHAPUIS, J. L. 1990. Comparison of the diets of two sympatric lagomorphs, *Lepus europaeus* (Pallas) and *Oryctolagus cuniculus* (L) in an agroecosystem of the Ile-de-France. *Z Saugetierkd* 55:176-185.
- CLELAND, T. A., MORSE, A., YUE, E. L. & LINSTER, C. 2002. Behavioral models of odor similarity. *Behav Neurosci* 116:222-231.
- CLUTTON-BROCK, J. 1999. A natural history of domesticated mammals. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 238.
- COLEY, P. D. & BARONE, J. A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annu Rev Ecol Syst* 27:305-335.
- COLEY, P. D., BRYANT, J. P. & CHAPIN, F. S. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230:895-899.

- COUREAUD, G., THOMAS-DANGUIN, T., LE BERRE, E. & SCHAAL, B. 2008. Perception of odor blending mixtures in the newborn rabbit. *Physiol Behav* 95:194-199.
- CSILLAG, F., KERTÉSZ, M., DAVIDSON, A. & MITCHELL, S. 2001. On the measurement of diversity-productivity relationships in a northern mixed-grass prairie (Grassland National Park, Saskatchewan, Canada). *Community Ecol* 2:145-159.
- DALE, V. H., JOYCE, L. A., MCNULTY, S. & NEILSON, R. P. 2000. The interplay between climate change, forests, and disturbances. *Sci Total Environ* 262:201-204.
- DAY, R. W. & QUINN, G. P. 1989. Comparisons of treatments after an analysis of variance in ecology. *Ecol Monogr* 59:433-463.
- DEARING, M. D., MANGIONE, A. M. & KARASOV, W. H. 2000. Diet breadth of mammalian herbivores: nutrient versus detoxification constraints. *Oecologia* 123:397-405.
- DEARING, M. D., MANGIONE, A. M. & KARASOV, W. H. 2002. Ingestion of plant secondary compounds causes diuresis in desert herbivores. *Oecologia* 130:576-584.
- DEGABRIEL, J. L., MOORE, B. D., MARSH, K. J. & FOLEY, W. J. 2010. The effect of plant secondary metabolites on the interplay between the internal and external environments of marsupial folivores. *Chemoecology* 20:97-108.
- DELIBES, M., RODRÍGUEZ, A. & FERRERAS, P. 2000. Action plan for conservation of the Iberian lynx (*Lynx pardinus*) in Europe. Nature and the environment. Council of Europe, Strasbourg, France. Oslo: Strasbourg, France.
- DENNO, R. F., PETERSON, M. A., GRATTON, C., CHENG, J. A., LANGELOTTO, G. A., HUBERTY, A. F. & FINKE, D. L. 2000. Feeding-induced changes in plant quality mediate interspecific competition between sap-feeding herbivores. *Ecology* 81:1814-1827.
- DICKE, M. & BALDWIN, I. T. 2010. The evolutionary context for herbivore-induced plant volatiles: beyond the 'cry for help'. *Trends Plant Sci* 15:167-175.
- DOMINGO, F., VILLAGARCIA, L., BRENNER, A. J. & PUIGDEFABREGAS, J. 1999. Evapotranspiration model for semi-arid shrub-lands tested against data from SE Spain. *Agr Forest Meteorol* 95:67-84.
- DORMAN, H. J. D. & DEANS, S. G. 2000. Antimicrobial agents from plants: antibacterial activity of plant volatile oils. *J Appl Microbiol* 88:308-316.
- DUDAI, N., POLJAKOFF-MAYBER, A., MAYER, A. M., PUTIEVSKY, E. & LERNER, H. R. 1999. Essential oils as allelochemicals and their potential use as bioherbicides. *J Chem Ecol* 25:1079-1089.
- DUNCAN, A. J., GINANE, C., ELSTON, D. A., KUNAVAR, A. & GORDON, I. J. 2006. How do herbivores trade-off the positive and negative consequences of diet selection decisions? *Anim Behav* 71:93-99.
- DUNCAN, A. J. & GORDON, I. J. 1999. Habitat selection according to the ability of animals to eat, digest and detoxify foods. *P Nutr Soc* 58:799-805.
- DUNCAN, A. J. & YOUNG, S. A. 2002. Can goats learn about foods through conditioned food aversions and preferences when multiple food options are simultaneously available? *J Anim Sci* 80:2091-2098.
- EISNER, T. & GRANT, R. P. 1981. Toxicity, odor aversion, and "olfactory aposematism". *Science* 213:476-476.
- EL BARBRI, N., LLOBET, E., EL BARI, N., CORREIG, X. & BOUCHIKHI, B. 2008. Electronic nose based on metal oxide semiconductor sensors as an alternative technique for the spoilage classification of red meat. *Sensors-Basel* 8:142-156.
- ELLIOTT, S. & LOUDON, A. 1987. Effects of monoterpene odors on food selection by red deer calves (*Cervus elaphus*). *J Chem Ecol* 13:1343-1349.
- ESTELL, R. E., FREDRICKSON, E. L., ANDERSON, D. M., HAVSTAD, K. M. & REMMENG, M. D. 2005. Effect of previous exposure of sheep to monoterpene odors on

- intake of alfalfa pellets treated with camphor or alpha-pinene. *Small Ruminant Res* 58:33-38.
- ESTELL, R. E., FREDRICKSON, E. L., TELLEZ, M. R., HAVSTAD, K. M., SHUPE, W. L., ANDERSON, D. M. & REMMENG, M. D. 1998. Effects of volatile compounds on consumption of alfalfa pellets by sheep. *J Anim Sci* 76:228-233.
- EVANS, D. M., REDPATH, S. M., ELSTON, D. A., EVANS, S. A., MITCHELL, R. J. & DENNIS, P. 2006. To graze or not to graze? Sheep, voles, forestry and nature conservation in the British uplands. *J Appl Ecol* 43:499-505.
- FÄLDT, J., MARTIN, D., MILLER, B., RAWAT, S. & BOHLMANN, J. 2003. Traumatic resin defense in Norway spruce (*Picea abies*): Methyl jasmonate-induced terpene synthase gene expression, and cDNA cloning and functional characterization of (+)-3-carene synthase. *Plant Mol Biol* 51:119-133.
- FALINSKI, J. B. 1980. Vegetation dynamics and sex structure of the populations of pioneer dioecious woody plants. *Vegetatio* 43:23-38.
- FERNANDES, P. A. M. 2001. Fire spread prediction in shrub fuels in Portugal. *Forest Ecol Manag* 144:67-74.
- FERNANDES, P. M. & BOTELHO, H. S. 2003. A review of prescribed burning effectiveness in fire hazard reduction. *Int J Wildland Fire* 12:117-128.
- FERNÁNDEZ, M. E., GYENGÉ, J. E. & SCHLICHTER, T. M. 2004. Shade acclimation in the forage grass *Festuca pallescens*: biomass allocation and foliage orientation. *Agroforest Syst* 60:159-166.
- FILIPOWICZ, N., KAMINSKI, M., KURLEND, J., ASZTEMBORSKA, M. & OCHOCKA, J. R. 2003. Antibacterial and antifungal activity of juniper berry oil and its selected components. *Phytother Res* 17:227-231.
- FILIPOWICZ, N., MADANECKI, P., GOLEBIEWSKI, M., STEPNOWSKI, P. & OCHOCKA, J. R. 2009. HS-SPME/GC analysis reveals the population variability of terpene contents in *Juniperus communis* needles. *Chem Biodiv* 6:2290-2301.
- FILIPOWICZ, N., PIOTROWSKI, A., OCHOCKA, J. R. & ASZTEMBORSKA, M. 2006. The phytochemical and genetic survey of common and dwarf juniper (*Juniperus communis* and *Juniperus nana*) identifies chemical races and close taxonomic identity of the species. *Planta Med* 72:850-853.
- FITTER, A. H. & JENNINGS, R. D. 1975. Effects of sheep grazing on growth and survival of seedling Junipers (*Juniperus communis* L.). *J Appl Ecol* 12:637-642.
- FLOYD, M. L., HANNA, D. D. & ROMME, W. H. 2004. Historical and recent fire regimes in Pinon-Juniper woodlands on Mesa Verde, Colorado, USA. *Forest Ecol Manag* 198:269-289.
- FOLEY, W. J. & MOORE, B. D. 2005. Plant secondary metabolites and vertebrate herbivores - from physiological regulation to ecosystem function. *Curr Opin Plant Biol* 8:430-435.
- FORDYCE, J. A. 2001. The lethal plant defense paradox remains: inducible host-plant aristolochic acids and the growth and defense of the pipevine swallowtail. *Entomol Exp Appl* 100:339-346.
- FOWLER, M. E. 1983. Plant poisoning in free-living wild animals: A review. *J Wildlife Dis* 19:34-43.
- FREELAND, W. J., CALCOTT, P. H. & ANDERSON, L. R. 1985. Tannins and saponin: Interaction in herbivore diets. *Biochem Syst Ecol* 13:189-193.
- FREELAND, W. J. & JANZEN, D. H. 1974. Strategies in herbivory in mammals: the role of plant secondary compounds. *Am Nat* 110:269-289.
- FRIEDMAN, L. & MILLER, J. G. 1971. Odor incongruity and chirality. *Science* 172:1044-1046.
- FRUTOS, P., HERVAS, G., RAMOS, G., GIRALDEZ, F. J. & MANTECON, A. R. 2002. Condensed tannin content of several shrub species from a mountain area in northern Spain,



- and its relationship to various indicators of nutritive value. *Anim Feed Sci Tech* 95:215-226.
- GALEF, B. G. & GIRALDEAU, L. A. 2001. Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Anim Behav* 61:3-15.
- GALEF, B. G. & HENDERSON, P. W. 1972. Mother's milk: a determinant of the feeding preferences of weaning rat pups. *J Comp Physiol Psychol* 78:213-219.
- GALEF, B. G., KENNETT, D. J. & WIGMORE, S. W. 1984. Transfer of information concerning distant foods in rats: A robust phenomenon. *Anim Learn Behav* 12:292-296.
- GANI, A. & NARUSE, I. 2007. Effect of cellulose and lignin content on pyrolysis and combustion characteristics for several types of biomass. *Renew Energ* 32:649-661.
- GARCÍA, D. 1998. Interaction between *Juniperus communis* L. and its fruit pest insects: Pest abundance, fruit characteristics and seed viability. *Acta Oecol* 19:517-525.
- GARCÍA, D., ZAMORA, R., GÓMEZ, J. M. & HÓDAR, J. A. 1999a. Bird rejection of unhealthy fruits reinforces the mutualism between juniper and its avian dispersers. *Oikos* 85:536-544.
- GARCÍA, D., ZAMORA, R., HÓDAR, J. A. & GÓMEZ, J. M. 1999b. Age structure of *Juniperus communis* L. In the Iberian peninsula: Conservation of remnant populations in Mediterranean mountains. *Biol Conserv* 87:215-220.
- GARCIA, J., ERVOM, F. R. & KOELLING, R. A. 1966. Learning with prolonged delay of reinforcement. *Psychon Sci* 5:121-122.
- GATEHOUSE, J. A. 2002. Plant resistance towards insect herbivores: a dynamic interaction. *New Phytol* 156:145-169.
- GEDEON, C. I., MARKÓ, G., NÉMETH, I., NYITRAI, V. & ALTBÄCKER, V. 2010. Nest material selection affects nest insulation quality for the European ground squirrel (*Spermophilus citellus*). *J Mammal* 91:636-641.
- GERSHENZON, J. 1994. Metabolic costs of terpenoid accumulation in higher plants. *J Chem Ecol* 20:1281-1328.
- GOMEZ, D., AZORIN, J., BASTIDA, J., VILADOMAT, F. & CODINA, C. 2003. Seasonal and spatial variations of alkaloids in *Merendera montana* in relation to chemical defense and phenology. *J Chem Ecol* 29:1117-1126.
- GOODIN, D. G. & HENEERY, G. M. 1998. Seasonality of finely-resolved spatial structure of NDVI and its component reflectances in tallgrass prairie. *Int J Remote Sens* 19:3213-3220.
- GRAORA, D., SPASIC, R. & CKRKIC, M. 2010. *Carulaspis juniperi* (Bouche) - Juniper pest (*Juniperus* Spp.) in the Belgrade area. *Arch Biol Sci* 62:1207-1214.
- GUTIERREZ, J., BARRY-RYAN, C. & BOURKE, P. 2009. Antimicrobial activity of plant essential oils using food model media: Efficacy, synergistic potential and interactions with food components. *Food Microbiol* 26:142-150.
- GÜVENC, A., HÜRKÜL, M. M. & ERDEM, A. 2011. The leaf anatomy of naturally distributed *Juniperus* L. (*Cupressaceae*) species in Turkey. *Turk J Bot* 35:251-260.
- HARRIS, A. T., ASNER, G. P. & MILLER, M. E. 2003. Changes in vegetation structure after long-term grazing in pinyon-juniper ecosystems: Integrating imaging spectroscopy and field studies. *Ecosystems* 6:368-383.
- HART, R. H. 2001. Plant biodiversity on shortgrass steppe after 55 years of zero, light, moderate, or heavy cattle grazing. *Plant Ecol* 155:111-118.
- HARTMANN, T. 1999. Chemical ecology of pyrrolizidine alkaloids. *Planta* 207:483-495.
- HARTMANN, T. 2007. From waste products to ecochemicals: Fifty years research of plant secondary metabolism. *Phytochemistry* 68:2831-2846.
- HAUKIOJA, E. & KORICHEVA, J. 2000. Tolerance to herbivory in woody vs. herbaceous plants. *Evol Ecol* 14:551-562.
- HAUKIOJA, E. & NEUVONEN, S. 1985. Induced long-term resistance of birch foliage against defoliators - defensive or incidental. *Ecology* 66:1303-1308.

- HE, F. L. & ALFARO, R. I. 2000. White pine weevil attack on white spruce: A survival time analysis. *Ecol Appl* 10:225-232.
- HERMS, D. A. & MATTSON, W. J. 1992. The dilemma of plants: To grow or defend. *Q Rev Biol* 67:283-335.
- HILTUNEN, R. 1975. Variation and inheritance of some monoterpenes in *Pinus sylvestris*. *Planta Med* 28:315-323.
- HILTUNEN, R. & LAAKSO, I. 1995. Gas chromatographic analysis and biogenetic relationships of monoterpene enantiomers in Scots Pine and juniper needle oils. *Flavour Frag J* 10:203-210.
- HOBBS, P. J., MISSELBROOK, T. H. & PAIN, B. F. 1995. Assessment of odors from livestock wastes by a photoionization detector, an electronic nose, olfactometry and gas-chromatography mass-spectrometry. *J Agr Eng Res* 60:137-144.
- HOFMANN, R. R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78:443-457.
- HOGBEN, P., DRAGE, B. & STUETZ, R. M. 2004. Electronic sensory systems for taste and odour monitoring in water – developments and limitations. *Environ Sci Bio/Technol* 3:15-22.
- HUBER, D. P. W., PHILIPPE, R. N., GODARD, K. A., STURROCK, R. N. & BOHLMANN, J. 2005. Characterization of four terpene synthase cDNAs from methyl jasmonate-induced Douglas-fir, *Pseudotsuga menziesii*. *Phytochemistry* 66:1427-1439.
- HUBER, D. P. W., RALPH, S. & BOHLMANN, J. 2004. Genomic hardwiring and phenotypic plasticity of terpenoid-based defenses in conifers. *J Chem Ecol* 30:2399-2418.
- HUDSON, R. 1999. From molecule to mind: the role of experience in shaping olfactory function. *J Comp Physiol A* 185:297-304.
- HUDSON, R., BILKÓ, A. & ALTBÄCKER, V. 1996. Nursing, weaning and the development of independent feeding in the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Z Säugetierkd* 61:39-48.
- HUDSON, R. & DISTEL, H. 1999. The flavor of life: Perinatal development of odor and taste preferences. *Schweiz Med Wschr* 129:176-181.
- HUDSON, R., RODRIGUEZ-MARTINEZ, L., DISTEL, H., CORDERO, C., ALTBÄCKER, V. & MARTINEZ-GOMEZ, M. 2005. A comparison between vegetation and diet records from the wet and dry season in the cottontail rabbit *Sylvilagus floridanus* at Ixtacuixtla, central Mexico. *Acta Theriol* 50:377-389.
- HULBERT, I. A. R., IASON, G. R. & MAYES, R. W. 2001. The flexibility of an intermediate feeder: dietary selection by mountain hares measured using faecal n-alkanes. *Oecologia* 129:197-205.
- HULL-SANDERS, H. M., CLARE, R., JOHNSON, R. H. & MEYER, G. A. 2007. Evaluation of the evolution of increased competitive ability (EICA) hypothesis: Loss of defense against generalist but not specialist herbivores. *J Chem Ecol* 33:781-799.
- HURLBERT, S. H. 1978. Measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* 59:67-77.
- IASON, G. 2005. The role of plant secondary metabolites in mammalian herbivory: ecological perspectives. *P Nutr Soc* 64:123-131.
- IASON, G. R. & MURRAY, A. H. 1996. The energy costs of ingestion of naturally occurring nontannin plant phenolics by sheep. *Physiol Zool* 69:532-546.
- IASON, G. R. & PALO, R. T. 1991. Effects of birch phenolics on a grazing and a browsing mammal: a comparison of hares. *J Chem Ecol* 17:1733-1743.
- IASON, G. R. & VILLALBA, J. J. 2006. Behavioral strategies of mammal herbivores against plant secondary metabolites: The avoidance-tolerance continuum. *J Chem Ecol* 32:1115-1132.
- ILLIUS, A. W., GORDON, I. J., ELSTON, D. A. & MILNE, J. D. 1999. Diet selection in goats: A test of intake-rate maximization. *Ecology* 80:1008-1018.

- ISSS WORKING GROUP RB. 1998. World Reference Base for Soil Resources. DECKERS J. A., NACHTERGAELE F. O., SPAARGAREN O. C., editors. International Society of Soil Science (ISSS), International Soil Reference and Information Centre (ISRIC) and Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Acco, Leuven. pp.
- JANZEN, D. H. 1978. Complications in interpreting the chemical defenses of tress against tropical arboreal plant-eating vertebrates, pp. 73-84, in MONTGOMERY G. G., (ed). The ecology of arboreal folivores. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA.
- JING, S. W. & COLEY, P. D. 1990. Dioecy and herbivory: the effect of growth rate on plant defense in *Acer negundo*. *Oikos* 58:369-377.
- JONES, K. M. W., MACLAGAN, S. J. & KROCKENBERGER, A. K. 2006. Diet selection in the green ringtail possum (*Pseudochirops archeri*): A specialist folivore in a diverse forest. *Austral Ecol* 31:799-807.
- JORDANO, P. 1993. Geographical ecology and variation of plant-seed disperser interactions - Southern Spanish junipers and frugivorous thrushes. *Vegetatio* 108:85-104.
- KALAPOS, T. 1989. Drought adaptive plant strategies in a semiarid sandy grassland. *Abstr Bot* 13:1-15.
- KARAMAN, S., DIGRAK, M., RAVID, U. & ILCIM, A. 2001. Antibacterial and antifungal activity of the essential oils of *Thymus revolutus* Celak from Turkey. *J Ethnopharmacol* 76:183-186.
- KATOH, S. & CROTEAU, R. 1998. Individual variation in constitutive and induced monoterpen biosynthesis in grand fir. *Phytochemistry* 47:577-582.
- KATONA, K. & ALTBÄCKER, V. 2002. Diet estimation by faeces analysis: sampling optimisation for the European hare. *Folia Zool* 51:11-15.
- KATONA, K. & ALTBÄCKER, V. 2007. Üregi nyúl, pp. 132-134, in BIHARI Z., CSORBA G., HELTAI M., (eds). Magyarország emlőseinek atlasza. Kossuth Kiadó, Budapest.
- KATONA, K., BÍRÓ, Z., HAHN, I., KERTÉSZ, M. & ALTBÄCKER, V. 2004. Competition between European hare and European rabbit in a lowland area, Hungary: a long-term ecological study in the period of rabbit extinction. *Folia Zool* 53:255-268.
- KEANE, R. E., PARSONS, R. A. & HESSBURG, P. F. 2002. Estimating historical range and variation of landscape patch dynamics: limitations of the simulation approach. *Ecol Model* 151:29-49.
- KEELING, C. I. & BOHLMANN, J. 2006. Genes, enzymes and chemicals of terpenoid diversity in the constitutive and induced defence of conifers against insects and pathogens. *New Phytol* 170:657-675.
- KERTÉSZ, M., LHOTSKY, B. & HAHN, I. 2001. Detection of fine-scale relationship between species composition and biomass in grassland. *Community Ecol* 2:221-230.
- KERTÉSZ, M., SZABÓ, J. & ALTBÄCKER, V. 1993. The Bugac rabbit project. Part I: description of the study site and vegetation map. *Abstr Bot* 17:187-196.
- KIMBALL, B. A. & NOLTE, D. L. 2005. Herbivore experience with plant defense compounds influences acquisition of new flavor aversions. *Appl Anim Behav Sci* 91:17-34.
- KINLOCH, B. B., WESTFALL, R. D. & FORREST, G. I. 1986. Caledonian Scots pine: origins and genetic structure. *New Phytol* 104:703-729.
- KLIMES, L. 2003. Scale-dependent variation in visual estimates of grassland plant cover. *J Veg Sci* 14:815-821.
- KOCH, M. & EHRET, G. 1989. Immunocytochemical localization and quantitation of estrogen-binding cells in the male and female (virgin, pregnant, lactating) mouse brain. *Brain Res* 489:101-112.
- KOCSIS, Z. & ÖRDÖGH, G. 1994. A tű- és pikkelylevelű örökzöldek pajzstetvei budapesti parkokban [English title: Scales of acicular and squamifoliate evergreen ornamentals in the parcs of Budapest]. *Növényvédelem* 30:477-481.

- KOUKOS, P. K., PAPADOPOULOU, K. I., PAPAGIANNOPOULOS, A. D. & PATIAKA, D. T. 2002. Variation in the chemical composition of the berry oil of *Juniperus oxycedrus* L grown in North and West Greece. *Holz Roh Werkst* 60:152-153.
- KOVÁCS-LÁNG, E., KROEL-DULAY, G., KERTÉSZ, M., FEKETE, G., BARTHA, S., MIKA, J., DOBI-WANTUCH, I., REDEI, T., RAJKAI, K. & HAHN, I. Changes in the composition of sand grasslands along a climatic gradient in Hungary and implications for climate change. 2000 Nov 17, *Phytocoenologia*. Bilbao, Spain. pp. 385-407.
- KOZLOVSKY, D. G. 1968. A critical evaluation of the trophic level concept. I. Ecological Efficiencies. *Ecology* 49:48-60.
- KROKENE, P., CHRISTIANSEN, E., SOLHEIM, H., FRANCESCHI, V. R. & BERRYMAN, A. A. 1999. Induced resistance to pathogenic fungi in Norway spruce. *Plant Physiol* 121:565-569.
- LAFUMA, L., LAMBRECHTS, M. M. & RAYMOND, M. 2001. Aromatic plants in bird nests as a protection against blood-sucking flying insects? *Behav Process* 56:113-120.
- LANGENHEIM, J. H. 1994. Higher plant terpenoids: a phytocentric overview of their ecological roles. *J Chem Ecol* 20:1223-1280.
- LASKA, M., LIESEN, A. & TEUBNER, P. 1999. Enantioselectivity of odor perception in squirrel monkeys and humans. *Am J Physiol-Reg* 1 277:R1098-R1103.
- LAUNCHBAUGH, K. L., PROVENZA, F. D. & BURRITT, E. A. 1993. How herbivores track variable environments - response to variability of phytotoxins. *J Chem Ecol* 19:1047-1056.
- LAUNCHBAUGH, K. L., PROVENZA, F. D. & PFISTER, J. A. 2001. Herbivore response to anti-quality factors in forages. *J Range Manage* 54:431-440.
- LAWLER, I. R., FOLEY, W. J., ESCHLER, B. M., PASS, D. M. & HANDASYDE, K. 1998. Intraspecific variation in *Eucalyptus* secondary metabolites determines food intake by folivorous marsupials. *Oecologia* 116:160-169.
- LAYCOCK, W. A. 1978. Coevolution of poisonous plants and large herbivores on rangelands. *J Range Manage* 31:335-342.
- LEGIN, A., RUDNITSKAYA, A., LVOVA, L., VLASOV, Y., DI NATALE, C. & D'AMICO, A. 2003. Evaluation of Italian wine by the electronic tongue: recognition, quantitative analysis and correlation with human sensory perception. *Anal Chim Acta* 484:33-44.
- LEITEREG, T. J., GUADAGNI, D. G., HARRIS, J., MON, T. R. & TERANISHI, R. 1971. Evidence for the difference between the odours of the optical isomers (+)- and (-)-carvone. *Nature* 230:455-456.
- LINHART, Y. B. & THOMPSON, J. D. 1999. Thyme is of the essence: Biochemical polymorphism and multi-species deterrence. *Evol Ecol Res* 1:151-171.
- LLEDO, P. M., GHEUSI, G. & VINCENT, J. D. 2005. Information processing in the mammalian olfactory system. *Physiol Rev* 85:281-317.
- LOWE, S., BROWNE, M., BOUDJELAS, S. & DE POORTER, M. 2000. 100 of the world's worst invasive species. *Aliens* 12:S1-S12.
- LOZANO, G. A. 1998. Parasitic stress and self-medication in wild animals. *Adv Stud Behav* 27:291-317.
- LUKE, R. & MCARTHUR, A. 1978. Bushfire in Australia. Australian Government Publishing Service, Canberra. pp. 359.
- MAHMOUD, S. S. & CROTEAU, R. B. 2002. Strategies for transgenic manipulation of monoterpene biosynthesis in plants. *Trends Plant Sci* 7:366-373.
- MARICOU, H., PEREIRA, D., VERSCHUERE, L., PHILIPS, S. & VERSTRAETE, W. 1998. Measurements of some volatile compounds by means of the electronic nose. *Water Air Soil Poll* 107:423-442.
- MARION, C. & HOULE, G. 1996. No differential consequences of reproduction according to sex in *Juniperus communis* var *depressa* (Cupressaceae). *Am J Bot* 83:480-488.

- MARKÓ, G., GYURICZA, V., BERNÁTH, J. & ALTBÄCKER, V. 2008. Essential oil yield and composition reflect browsing damage of Junipers. *J Chem Ecol* 34:1545-1552.
- MARKÓ, G., NOVÁK, I., BERNÁTH, J. & ALTBÄCKER, V. 2011a. Both gas chromatography and an electronic nose reflect chemical polymorphism of juniper shrubs browsed or avoided by sheep. *J Chem Ecol* 37:705-713.
- MARKÓ, G., ÓNODI, G., KERTÉSZ, M. & ALTBÄCKER, V. 2011b. Rabbit grazing as the major source of intercanopy heterogeneity in a juniper shrubland. *Arid Land Res Manag* 25:176-193.
- MARSH, K. J., WALLIS, I. R., MCLEAN, S., SORENSEN, J. S. & FOLEY, W. J. 2006. Conflicting demands on detoxification pathways influence how common brushtail possums choose their diets. *Ecology* 87:2103-2112.
- MARTIN, D., BOHLMANN, J., GERSHENZON, J., FRANCKE, W. & SEYBOLD, S. J. 2003. A novel sex-specific and inducible monoterpene synthase activity associated with a pine bark beetle, the pine engraver, *Ips pini*. *Naturwissenschaften* 90:173-179.
- MARTIN, D., THOLL, D., GERSHENZON, J. & BOHLMANN, J. 2002. Methyl jasmonate induces traumatic resin ducts, terpenoid resin biosynthesis, and terpenoid accumulation in developing xylem of Norway spruce stems. *Plant Physiol* 129:1003-1018.
- MARTIN, D. M., FALDT, J. & BOHLMANN, J. 2004. Functional characterization of nine Norway spruce TPS genes and evolution of gymnosperm terpene synthases of the TPS-d subfamily. *Plant Physiol* 135:1908-1927.
- MASSEI, G. & HARTLEY, S. E. 2000. Disarmed by domestication? Induced responses to browsing in wild and cultivated olive. *Oecologia* 122:225-231.
- MASSEI, G., WATKINS, R. & HARTLEY, S. E. 2006. Sex-related growth and secondary compounds in *Juniperus oxycedrus macrocarpa*. *Acta Oecol* 29:135-140.
- MÁTRAI, K., ALTBÄCKER, V. & HAHN, I. 1998. Seasonal diet of rabbits and their browsing effect on juniper in Bugac Juniper Forest (Hungary). *Acta Theriol* 43:107-112.
- MÁTRAI, K. & KABAI, P. 1989. Winter plant-selection by red and roe deer in a forest habitat in Hungary. *Acta Theriol* 34:227-234.
- MÁTRAI, K., KOLTAY, A. & VIZI, G. 1986. Key based on leaf epidermal anatomy for food-habits studies of herbivores. *Acta Bot Hung* 32:255-271.
- MÁTRAI, K., SZEMETHY, L., TÓTH, P., KATONA, K. & SZÉKELY, J. 2004. Resource use by red deer in lowland nonnative forests, Hungary. *J Wildlife Manage* 68:879-888.
- MCGOWAN, G. M., JOENSALO, J. & NAYLOR, R. E. L. 2004. Differential grazing of female and male plants of prostrate juniper (*Juniperus communis* L.). *Bot. J. Scotl.* 56:39-54.
- MCKAY, S. A. B., HUNTER, W. L., GODARD, K. A., WANG, S. X., MARTIN, D. M., BOHLMANN, J. & PLANT, A. L. 2003. Insect attack and wounding induce traumatic resin duct development and gene expression of (-)-pinene synthase in Sitka spruce. *Plant Physiol* 133:368-378.
- MCKENDRY, P. 2002. Energy production from biomass (part 1): overview of biomass. *Bioresource Technol* 83:37-46.
- MCNAUGHTON, S. J. 1979. Grazing as an optimization process: Grass ungulate relationships in the Serengeti. *Am Nat* 113:691-703.
- MCNAUGHTON, S. J. 1983. Serengeti grassland ecology: The role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecol Monogr* 53:291-320.
- MCNAUGHTON, S. J. 1988. Mineral nutrition and spatial concentrations of African ungulates. *Nature* 334:343-345.
- MEINERS, S. J. & GORCHOV, D. L. 1998. Effects of distance to *Juniperus virginiana* on the establishment of *Fraxinus* and *Acer* seedlings in old fields. *Am Midl Nat* 139:353-364.
- MENNELLA, J. A., JAGNOW, C. P. & BEAUCHAMP, G. K. 2001. Prenatal and postnatal flavor learning by human infants. *Pediatrics* 107:e88.

- MILLER, B., MADILAO, L. L., RALPH, S. & BOHLMANN, J. 2005. Insect-induced conifer defense. White pine weevil and methyl jasmonate induce traumatic resinosis, de novo formed volatile emissions, and accumulation of terpenoid synthase and putative octadecanoid pathway transcripts in Sitka spruce. *Plant Physiol* 137:369-382.
- MILLER, R. F. & ROSE, J. A. 1999. Fire history and western juniper encroachment in sagebrush steppe. *J Range Manage* 52:550-559.
- MIN, B. R., BARRY, T. N., ATTWOOD, G. T. & MCNABB, W. C. 2003. The effect of condensed tannins on the nutrition and health of ruminants fed fresh temperate forages: a review. *Anim Feed Sci Tech* 106:3-19.
- MINNICH, R. A. 1995. Fuel-driven fire regimes of the California chaparral, pp. 21-27, in KEELEY J. E., SCOTT T., (eds). *Brushfires in California wildlands: ecology and resource management*. International Association of Wildland Fire, Fairfield, WA.
- MOLNÁR, Z. 2003. Sanddunes in Hungary (Kiskunság) [in Hungarian: A Kiskunság száraz homoki növényzete]. TermészetBÚVÁR Alapítvány Kiadó, Budapest, Hungary. pp. 32.
- MOLYNEUX, R. J. & RALPHS, M. H. 1992. Plant toxins and palatability to herbivores. *J Range Manage* 45:13-18.
- MONZON, A., FERNANDES, P. & RODRIGUES, N. 2004. Vegetation structure descriptors regulating the presence of wild rabbit in the National Park of Peneda-Geres, Portugal. *Eur J Wildlife Res* 50:1-6.
- MORENO, S. & VILLAFUERTE, R. 1995. Traditional management of scrubland for the conservation of rabbits *Oryctolagus cuniculus* and their predators in Donana National Park, Spain. *Biol Conserv* 73:81-85.
- MORENO, S., VILLAFUERTE, R. & DELIBES, M. 1996. Cover is safe during the day but dangerous at night: The use of vegetation by European wild rabbits. *Can J Zool* 74:1656-1660.
- MORO, M. J., PUGNAIRE, F. I., HAASE, P. & PUIGDEFABREGAS, J. 1997. Effect of the canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understorey in a semiarid environment. *Funct Ecol* 11:425-431.
- MOTE, T. E., VILLALBA, J. J. & PROVENZA, F. D. 2007. Relative availability of tannin- and terpene-containing foods affects food intake and preference by lambs. *J Chem Ecol* 33:1197-1206.
- MULLER, C. H., MULLER, W. H. & HAINES, B. L. 1964. Volatile growth inhibitors produced by aromatic shrubs. *Science* 143:471-473.
- MULLER, W. H. 1965. Volatile materials produced by *Salvia leucophylla*: effects on seedling growth and soil bacteria. *Bot Gaz* 126:195-200.
- MUMM, R., TIEMANN, T., SCHULZ, S. & HILKER, M. 2004. Analysis of volatiles from black pine (*Pinus nigra*): significance of wounding and egg deposition by a herbivorous sawfly. *Phytochemistry* 65:3221-3230.
- MUSCOLO, A. & SIDARI, M. 2006. Seasonal fluctuations in soil phenolics of a coniferous forest: effects on seed germination of different coniferous species. *Plant Soil* 284:305-318.
- MYSTERUD, A. 2006. The concept of overgrazing and its role in management of large herbivores. *Wildlife Biol* 12:129-141.
- NAGY, J. G. & TENGERTY, R. P. 1968. Antibacterial action of essential oils of *Artemisia* as an ecological factor II. Antibacterial action of the volatile oils of *Artemisia tridentata* (big sagebrush) on bacteria from the rumen of mule deer. *Applied Microbiology* 16:441-444.
- NAGY, N. E., FRANCESCHI, V. R., SOLHEIM, H., KREKLING, T. & CHRISTIANSEN, E. 2000. Wound-induced traumatic resin duct development in stems of Norway spruce (*Pinaceae*): Anatomy and cytochemical traits. *Am J Bot* 87:302-313.



- NARJISSE, H., MALECHEK, J. C. & OLSEN, J. D. 1996. Influence of odor and taste of monoterpenoids on food selection by anosmic and intact sheep and goats. *Small Ruminant Res* 23:109-115.
- NAUMBURG, E. & DEWALD, L. E. 1999. Relationships between *Pinus ponderosa* forest structure, light characteristics, and understory graminoid species presence and abundance. *Forest Ecol Manag* 124:205-215.
- NEARY, D. G., KLOPATEK, C. C., DEBANO, L. F. & FFOLLIOTT, P. F. 1999. Fire effects on belowground sustainability: a review and synthesis. *Forest Ecol Manag* 122:51-71.
- NERG, A., KAINULAINEN, P., VUORINEN, M., HANSO, M., HOLOPAINEN, J. K. & KURKELA, T. 1994. Seasonal and geographical variation of terpenes, resin acids and total phenolics in nursery grown seedlings of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.). *New Phytol* 128:703-713.
- NOLTE, D. L. & PROVENZA, F. D. 1992. Food preferences in lambs after exposure to flavors in milk. *Appl Anim Behav Sci* 32:381-389.
- NORIN, T. 1996. Chiral chemodiversity and its role for biological activity. Some observations from studies on insect/insect and insect/plant relationships. *Pure Appl Chem* 68:2043-2049.
- NOVÁK, I., ZÁMBORI-NÉMETH, E., HORVÁTH, H., SEREGÉLY, Z. & KAFFKA, K. 2001. Evaluation of essential oils by gas-chromatography and a new method: "electronic nose". *J Hortic Sci* 7:85-89.
- NOVÁK, I., ZÁMBORI-NÉMETH, E., HORVÁTH, H., SEREGÉLY, Z. & KAFFKA, K. 2003. Study of essential oil components in different *Origanum* species by GC and sensory analysis. *Acta Aliment Hung* 32:141-150.
- OCHOCKA, J. R., ASZTEMBORSKA, M., ZOOK, D. R., SYBILSKA, D., PEREZ, G. & OSSICINI, L. 1997. Enantiomers of monoterpenic hydrocarbons in essential oils from *Juniperus communis*. *Phytochemistry* 44:869-873.
- OH, H. K., SAKAI, T., JONES, M. B. & LONGHURST, W. M. 1967. Effect of various essential oils isolated from Douglas fir needles upon sheep and deer rumen microbial activity. *Applied Microbiology* 15:777-84.
- ÓNODI, G., KERTÉSZ, M. & BOTTA-DUKÁT, Z. 2006. Effects of simulated grazing on open perennial sand grassland. *Community Ecol* 7:133-141.
- ÓNODI, G., KERTÉSZ, M., BOTTA-DUKÁT, Z. & ALTBÄCKER, V. 2008. Grazing effects on vegetation composition and on the spread of fire on open sand grasslands. *Arid Land Res Manag* 22:1-13.
- OPLER, P. A. & BAWA, K. S. 1978. Sex ratios in tropical forest trees. *Evolution* 32:812-821.
- ORAV, A., KAILAS, T. & KOEL, M. 1997. Chemometric analysis of conifer needle oils. *Proc. Estonian Acad. Sci. Chem.* 46:3-10.
- ORTIZ, P. L., ARISTA, M. & TALAVERA, S. 2002. Sex ratio and reproductive effort in the dioecious *Juniperus communis* subsp *alpina* (Suter) Celak. (*Cupressaceae*) along an altitudinal gradient. *Ann Bot-London* 89:205-211.
- OWENS, M. K., LIN, C. D., TAYLOR, C. A. & WHISENANT, S. G. 1998. Seasonal patterns of plant flammability and monoterpenoid content in *Juniperus ashei*. *J Chem Ecol* 24:2115-2129.
- PARÉ, P. W. & TUMLINSON, J. H. 1996. Plant volatile signals in response to herbivore feeding. *Fla Entomol* 79:93-103.
- PASS, G. J. & FOLEY, W. J. 2000. Plant secondary metabolites as mammalian feeding deterrents: separating the effects of the taste of salicin from its post-ingestive consequences in the common brushtail possum (*Trichosurus vulpecula*). *J Comp Physiol B* 170:185-192.
- PEARCE, T. C. 1997a. Computational parallels between the biological olfactory pathway and its analogue 'The Electronic Nose': Part I. Biological olfaction. *Biosystems* 41:43-67.

- PEARCE, T. C. 1997b. Computational parallels between the biological olfactory pathway and its analogue 'The Electronic Nose': Part II. Sensor-based machine olfaction. *Biosystems* 41:69-90.
- PEI, S. F., FU, H., WAN, C. G., CHEN, Y. M. & SOSEBEE, R. E. 2006. Observations on changes in soil properties in grazed and nongrazed areas of Alxa desert steppe, inner Mongolia. *Arid Land Res Manag* 20:161-175.
- PEITZ, D. G., LOCHMILLER, R. L., LESLIE, D. M. & ENGLE, D. M. 1997. Protein quality of cottontail rabbit forages following rangeland disturbance. *J Range Manage* 50:450-458.
- PFISTER, J. A. 1999. Behavioral strategies for coping with poisonous plants pp. 45-59., in LAUNCHBAUGH K. L., SANDERS K., MOSLEY J., (eds). Proceedings - Grazing behavior of livestock and wildlife. University of Idaho, Moscow, Idaho.
- PFISTER, J. A., PROVENZA, F. D., MANNERS, G. D., GARDNER, D. R. & RALPHS, M. H. 1997. Tall larkspur ingestion: Can cattle regulate intake below toxic levels? *J Chem Ecol* 23:759-777.
- PFISTER, J. A., PROVENZA, F. D., PANTER, K. E., STEGELMEIER, B. L. & LAUNCHBAUGH, K. L. 2002. Risk management to reduce livestock losses from toxic plants. *J Range Manage* 55:291-300.
- PHILLIPS, M. A. & CROTEAU, R. B. 1999. Resin-based defenses in conifers. *Trends Plant Sci* 4:184-190.
- PHILLIPS, M. A., SAVAGE, T. J. & CROTEAU, R. 1999. Monoterpene synthases of loblolly pine (*Pinus taeda*) produce pinene isomers and enantiomers. *Arch Biochem Biophys* 372:197-204.
- PICKETT, J. A., WADHAMS, L. J. & WOODCOCK, C. M. 1997. Developing sustainable pest control from chemical ecology. *Agr Ecosyst Environ* 64:149-156.
- POSSE, G., ANCHORENA, J. & COLLANTES, M. B. 1996. Seasonal diets of sheep in the steppe region of Tierra del Fuego, Argentina. *J Range Manage* 49:24-30.
- PROVENZA, F. D. 1995. Postingestive feedback as an elementary determinant of food preference and intake in ruminants. *J Range Manage* 48:2-17.
- PROVENZA, F. D. 1996. Acquired aversions as the basis for varied diets of ruminants foraging on rangelands. *J Anim Sci* 74:2010-2020.
- PROVENZA, F. D., BURRITT, E. A., CLAUSEN, T. P., BRYANT, J. P., REICHARDT, P. B. & DISTEL, R. A. 1990. Conditioned flavor aversion: A mechanism for goats to avoid condensed tannins in Blackbrush. *Am Nat* 136:810-828.
- PROVENZA, F. D., LYNCH, J. J. & NOLAN, J. V. 1994. Food aversion conditioned in anesthetized sheep. *Physiol Behav* 55:429-432.
- PROVENZA, F. D., PFISTER, J. A. & CHENEY, C. D. 1992. Mechanisms of learning in diet selection with reference to phytotoxicosis in herbivores. *J Range Manage* 45:36-45.
- PROVENZA, F. D., VILLALBA, J. J., CHENEY, C. D. & WERNER, S. J. 1998. Self-organization of foraging behaviour: From simplicity to complexity without goals. *Nutr Res Rev* 11:199-222.
- PROVENZA, F. D., VILLALBA, J. J., DZIBA, L. E., ATWOOD, S. B. & BANNER, R. E. 2003. Linking herbivore experience, varied diets, and plant biochemical diversity. *Small Ruminant Res* 49:257-274.
- PUTWAIN, P. D. & HARPER, J. L. 1972. Studies in the dynamics of plant populations: V. Mechanisms governing the sex ratio in *Rumex acetosa* and *R. acetosella*. *J Ecol* 60:113-129.
- QUEENBOROUGH, S. A., BURSLEM, D. F. R. P., GARWOOD, N. C. & VALENCIA, R. 2007. Determinants of biased sex ratios and inter-sex costs of reproduction in dioecious tropical forest trees. *Am J Bot* 94:67-78.



- QUENEY, G., VACHOT, A. M., BRUN, J. M., DENNEBOUY, N., MULLSANT, P. & MONNEROT, M. 2002. Different levels of human intervention in domestic rabbits: Effects on genetic diversity. *J Hered* 93:205-209.
- RADWAN, M. A. & CROUCH, G. L. 1978. Selected chemical constituents and deer browsing preference of Douglas fir. *J Chem Ecol* 4:675-683.
- RALPHS, M. H. 2002. Ecological relationships between poisonous plants and rangeland condition: A review. *J Range Manage* 55:285-290.
- RALPHS, M. H., GRAHAM, D. & JAMES, L. F. 1994. Social facilitation influences cattle to graze locoweed. *J Range Manage* 47:123-126.
- RALPHS, M. H. & PROVENZA, F. D. 1999. Conditioned food aversions: principles and practices, with special reference to social facilitation. *P Nutr Soc* 58:813-820.
- RAYNOR, H. A. & EPSTEIN, L. H. 2001. Dietary variety, energy regulation, and obesity. *Psychol Bull* 127:325-341.
- RICE, E. L. 1984. Allelopathy. Academic Press, Inc., Orlando, Florida. pp. 422.
- RICHARDSON, B. R., HAYES, R. H., WHEELER, S. W. & YARDIN, M. Y. 2002. Social structures, genetic structures and dispersal strategies in Australian rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) populations. *Behav Ecol Sociobiol* 51:113-121.
- RIDDLE, R. R., TAYLOR, C. A., KOTHMANN, M. M. & HUSTON, J. E. 1996. Volatile oil contents of ashe and redberry juniper and its relationship to preference by Angora and Spanish goats. *J Range Manage* 49:35-41.
- ROCCHINI, L. A., LINDGREN, B. S. & BENNETT, R. G. 2000. Effects of resin flow and monoterpene composition on susceptibility of lodgepole pine to attack by the Douglas-fir pitch moth, *Synanthedon novaroensis* (Lep., Sesiidae). *J Appl Entomol* 124:87-92.
- ROCHELEAU, A. F. & HOULE, G. 2001. Different cost of reproduction for the males and females of the rare dioecious shrub *Corema conradii* (Empetraceae). *Am J Bot* 88:659-666.
- ROGOSIC, J., ESTELL, R. E., SKOBIC, D. & STANIC, S. 2007. Influence of secondary compound complementarity and species diversity on consumption of Mediterranean shrubs by sheep. *Appl Anim Behav Sci* 107:58-65.
- ROGOSIC, J., PFISTER, J. A., PROVENZA, F. D. & GRBESA, D. 2006a. The effect of activated charcoal and number of species offered on intake of Mediterranean shrubs by sheep and goats. *Appl Anim Behav Sci* 101:305-317.
- ROGOSIC, J., PFISTER, J. A., PROVENZA, F. D. & GRBESA, D. 2006b. Sheep and goat preference for and nutritional value of Mediterranean maquis shrubs. *Small Ruminant Res* 64:169-179.
- ROUJEAN, J. L. & BREON, F. M. 1995. Estimating PAR absorbed by vegetation from bidirectional reflectance measurements. *Remote Sens Environ* 51:375-384.
- ROZIN, P. 1982. Taste-smell confusions and the duality of the olfactory sense. *Percept Psychophys* 31:397-401.
- SCHAAL, B., MARLIER, L. & SOUSSIGNAN, R. 2000. Human fetuses learn odours from their pregnant mother's diet. *Chem Senses* 25:729-737.
- SCHMIDT, A., BISCHOF-DEICHNIK, C. & STAHL-BISKUP, E. 2004. Essential oil polymorphism of *Thymus praecox* subsp *arcticus* on the British Isles. *Biochem Syst Ecol* 32:409-421.
- SCHOTT, M. R. & PIEPER, R. D. 1985. Influence of canopy characteristics of one-seed juniper on understory grasses. *J Range Manage* 38:328-331.
- SCHWARTZ, C. C., NAGY, J. G. & REGELIN, W. L. 1980a. Juniper oil yield, terpenoid concentration, and anti-microbial effects on deer. *J Wildlife Manage* 44:107-113.
- SCHWARTZ, C. C., REGELIN, W. L. & NAGY, J. G. 1980b. Deer preference for juniper forage and volatile oil treated foods. *J Wildlife Manage* 44:114-120.

- SCOTT, C. B., BANNER, R. E. & PROVENZA, F. D. 1996. Observations of sheep foraging in familiar and unfamiliar environments: familiarity with the environment influences diet selection. *Appl Anim Behav Sci* 49:165-171.
- SEAGLE, S. W. & MCNAUGHTON, S. J. 1992. Spatial variation in forage nutrient concentrations and the distribution of Serengeti grazing ungulates. *Landscape Ecol* 7:229-241.
- SEREGÉLY, Z. & NOVÁK, I. 2005. Evaluation of the signal response of the electronic nose measured on oregano and lovage samples using different methods of multivariate analysis. *Acta Aliment Hung* 34:131-139.
- SHIPLEY, L. A., FORBEY, J. S. & MOORE, B. D. 2009. Revisiting the dietary niche: When is a mammalian herbivore a specialist? *Integr Comp Biol* 49:274-290.
- SIH, A. & CHRISTENSEN, B. 2001. Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail? *Anim Behav* 61:379-390.
- SILANIKOVE, N., PEREVOLOTSKY, A. & PROVENZA, F. D. 2001. Use of tannin-binding chemicals to assay for tannins and their negative postingestive effects in ruminants. *Anim Feed Sci Tech* 91:69-81.
- SIMITZIS, P. E., DELIGEORGIS, S. G., BIZELIS, J. A. & FEGEROS, K. 2008. Feeding preferences in lambs influenced by prenatal flavour exposure. *Physiol Behav* 93:529-536.
- SIMITZIS, P. E., FEGGEROS, K., BIZELIS, J. A. & DELIGEORGIS, S. G. 2005. Behavioral reaction to essential oils dietary supplementation in sheep. *Biotechn Anim Husband* 21:97-103.
- SINGH, H. P., KOHLI, R. K., BATISH, D. R. & KAUSHAL, P. S. 1999. Allelopathy of Gymnospermous trees. *J For Res* 4:245-254.
- SJÖDIN, K., PERSSON, M., BORCKARLSON, A. K. & NORIN, T. 1996. Enantiomeric compositions of monoterpene hydrocarbons in different tissues of four individuals of *Pinus sylvestris*. *Phytochemistry* 41:439-445.
- SKALOVA, H. & KRAHULEC, F. 1992. The response of 3 *Festuca rubra* clones to changes in light quality and plant density. *Funct Ecol* 6:282-290.
- SMALL, D. M. & PRESCOTT, J. 2005. Odor/taste integration and the perception of flavor. *Exp Brain Res* 166:345-357.
- SMOTHERMAN, W. P. & ROBINSON, S. R. 1985. The rat fetus in its environment: Behavioral adjustments to novel, familiar, aversive, and conditioned stimuli presented in utero. *Behav Neurosci* 99:521-530.
- SNYDER, M. A. 1992. Selective herbivory by Abert's squirrel mediated by chemical variability in Ponderosa pine. *Ecology* 73:1730-1741.
- SNYDER, M. J., CHAMPAGNE, D. E., COHEN, M. B. & HOWARD, J. J. 1998. Effects of plant diet on detoxification enzyme activities of two grasshoppers, *Melanoplus differentialis* and *Taeniopoda eque*. *J Chem Ecol* 24:2151-2165.
- SQUILLACE, A. E., WELLS, O. O. & ROCKWOOD, D. L. 1980. Inheritance of monoterpene composition in cortical oleoresin of loblolly pine. *Silvae Genet* 29:141-151.
- STAMP, N. 2003. Out of the quagmire of plant defense hypotheses. *Q Rev Biol* 78:23-55.
- STAMP, N. E. & BOWERS, M. D. 2000. Do enemies of herbivores influence plant growth and chemistry? Evidence from a seminatural experiment. *J Chem Ecol* 26:2367-2386.
- STEELE, C. L., CROCK, J., BOHLMANN, J. & CROTEAU, R. 1998. Sesquiterpene synthases from grand fir (*Abies grandis*) - Comparison of constitutive and wound-induced activities, and cDNA isolation, characterization and bacterial expression of delta-selinene synthase and gamma-humulene synthase. *J Biol Chem* 273:2078-2089.
- STERNER, R. W. & HESSEN, D. O. 1994. Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores. *Annu Rev Ecol Syst* 25:1-29.

- STRAUSS, S. Y. & AGRAWAL, A. A. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends Ecol Evol* 14:179-185.
- SUTHERLAND, S. 2004. What makes a weed a weed: life history traits of native and exotic plants in the USA. *Oecologia* 141:24-39.
- SZENCZI, P., BÁNSZEGI, O., DÚCS, A., GEDEON, C. I., MARKÓ, G., NÉMETH, I. & ALTBÄCKER, V. 2011. Morphology and function of communal mounds of overwintering mound-building mice (*Mus spicilegus*). *J Mammal* 92:852-860.
- TEWARI, V. P. & ARYA, R. 2005. Degradation of arid rangelands in Thar Desert, India: A review. *Arid Land Res Manag* 19:1-12.
- THOMAS, P. A., EL-BARGHATHI, M. & POLWART, A. 2007. Biological flora of the british isles: *Juniperus communis* L. *J Ecol* 95:1404-1440.
- THORHALLSDOTTIR, A. G., PROVENZA, F. D. & BALPH, D. F. 1987. Food aversion learning in lambs with or without a mother: discrimination, novelty and persistence. *Appl Anim Behav Sci* 18:327-340.
- THORHALLSDOTTIR, A. G., PROVENZA, F. D. & BALPH, D. F. 1990a. Ability of lambs to learn about novel foods while observing or participating with social models. *Appl Anim Behav Sci* 25:25-33.
- THORHALLSDOTTIR, A. G., PROVENZA, F. D. & BALPH, D. F. 1990b. Social influences on conditioned food aversions in sheep. *Appl Anim Behav Sci* 25:45-50.
- THOSS, V., O'REILLY-WAPSTRA, J. & IASON, G. R. 2007. Assessment and implications of intraspecific and phenological variability in monoterpenes of Scots pine (*Pinus sylvestris*) foliage. *J Chem Ecol* 33:477-491.
- TORELL, L. A., OWEN, L. P., MCDANIEL, K. C. & GRAHAM, D. 2000. Perceptions and economic losses from locoweed in northeastern New Mexico. *J Range Manage* 53:376-383.
- TRAPP, S. & CROTEAU, R. 2001. Defensive resin biosynthesis in conifers. *Annu Rev Plant Phys* 52:689-724.
- TRONSON, D. 2001. The odour, the animal and the plant. *Molecules* 6:104-116.
- TSUJINO, R. & YUMOTO, T. 2004. Effects of sika deer on tree seedlings in a warm temperate forest on Yakushima Island, Japan. *Ecol Res* 19:291-300.
- UNSICKER, S. B., KUNERT, G. & GERSHENZON, J. 2009. Protective perfumes: the role of vegetative volatiles in plant defense against herbivores. *Curr Opin Plant Biol* 12:479-485.
- ÜLGENTÜRK, S., CANAKCIOGLU, H. & KAYGIN, A. T. 2004. Scale insects of the conifer trees in Turkey and their zoogeographical distribution. *J Pest Sci* 77:99-104.
- VALDECANTOS, A., BAEZA, M. J. & VALLEJO, V. R. 2009. Vegetation management for promoting ecosystem resilience in fire-prone mediterranean shrublands. *Restor Ecol* 17:414-421.
- VAN LANGEVELDE, F., VAN DE VIJVER, C. A. D. M., KUMAR, L., VAN DE KOPPEL, J., DE RIDDER, N., VAN ANDEL, J., SKIDMORE, A. K., HEARNE, J. W., STROOSNIJDER, L., BOND, W. J., PRINS, H. H. T. & RIETKERK, M. 2003. Effects of fire and herbivory on the stability of savanna ecosystems. *Ecology* 84:337-350.
- VAN TIEN, D., LYNCH, J. J., HINCH, G. N. & NOLAN, J. V. 1999. Grass odor and flavor overcome feed neophobia in sheep. *Small Ruminant Res* 32:223-229.
- VAN WIEREN, S. E. 1996. Do large herbivores select a diet that maximizes short-term energy intake rate? *Forest Ecol Manag* 88:149-156.
- VÉGH, A., editor. 1986. Pharmacopoea Hungarica. VII. ed. Medicina, Budapest. pp. 395-398.
- VERPOORTE, R. 1998. Exploration of nature's chemodiversity: the role of secondary metabolites as leads in drug development. *Drug Discov Today* 3:232-238.
- VILLAFUERTE, R. & MORENO, S. 1997. Predation risk, cover type, and group size in European rabbits in Donana (SW Spain). *Acta Theriol* 42:225-230.

- VILLALBA, J. J., MANTECA, X. & PROVENZA, F. D. 2009. Relationship between reluctance to eat novel foods and open-field behavior in sheep. *Physiol Behav* 96:276-281.
- VILLALBA, J. J. & PROVENZA, F. D. 2005. Foraging in chemically diverse environments: energy, protein, and alternative foods influence ingestion of plant secondary metabolites by lambs. *J Chem Ecol* 31:123-138.
- VILLALBA, J. J., PROVENZA, F. D. & HAN, G. D. 2004. Experience influences diet mixing by herbivores: implications for plant biochemical diversity. *Oikos* 107:100-109.
- VOKOU, D., DOUVLI, P., BLIONIS, G. J. & HALLEY, J. M. 2003. Effects of monoterpenoids, acting alone or in pairs, on seed germination and subsequent seedling growth. *J Chem Ecol* 29:2281-2301.
- VON HOLST, D., HUTZELMEYER, H., KAETZKE, P., KHASCHEI, M., RODEL, H. G. & SCHRUTKA, H. 2002. Social rank, fecundity and lifetime reproductive success in wild European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *Behav Ecol Sociobiol* 51:245-254.
- VOSSHALL, L. B., WONG, A. M. & AXEL, R. 2000. An olfactory sensory map in the fly brain. *Cell* 102:147-159.
- VOURC'H, G., DE GARINE-WICHATITSKY, M., LABBE, A., ROSOŁOWSKI, D., MARTIN, J. L. & FRITZ, H. 2002. Monoterpene effect on feeding choice by deer. *J Chem Ecol* 28:2411-2427.
- VOURC'H, G., MARTIN, J. L., DUNCAN, P., ESCARRE, J. & CLAUSEN, T. P. 2001. Defensive adaptations of *Thuja plicata* to ungulate browsing: a comparative study between mainland and island populations. *Oecologia* 126:84-93.
- WALLISDEVRIES, M. F., LACA, E. A. & DEMMENT, M. W. 1999. The importance of scale of patchiness for selectivity in grazing herbivores. *Oecologia* 121:355-363.
- WARD, L. K. 1982. The conservation of Juniper: Longevity and old age. *J Appl Ecol* 19:917-928.
- WARD, L. K. 2007. Lifetime sexual dimorphism in *Juniperus communis* var. *communis*. *Plant Spec Biol* 22:11-21.
- WELCH, B. L., MCARTHUR, E. D. & DAVIS, J. N. 1983. Mule deer preference and monoterpenoids (essential oils). *J Range Manage* 36:485-487.
- WELCH, H. E. 1968. Relationships between assimilation efficiencies and growth efficiencies for aquatic consumers. *Ecology* 49:755-759.
- WELZL, H., D'ADAMO, P. & LIPP, H. P. 2001. Conditioned taste aversion as a learning and memory paradigm. *Behav Brain Res* 125:205-213.
- WESTOBY, M. 1978. What are biological bases of varied diets. *Am Nat* 112:627-631.
- WEZEL, A. & BENDER, S. 2004. Degradation of agro-pastoral village land in semi-arid southeastern Cuba. *J Arid Environ* 59:299-311.
- WHELAN, R. J. 1995. The ecology of fire. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 360.
- WHITE, T. C. R. 2011. The significance of unripe seeds and animal tissues in the protein nutrition of herbivores. *Biol Rev* 86:217-224.
- WHITFORD, W. G. & KAY, F. R. 1999. Bioperturbation by mammals in deserts: a review. *J Arid Environ* 41:203-230.
- WIBE, A., BORG-KARLSON, A. K., PERSSON, M., NORIN, T. & MUSTAPARTA, H. 1998. Enantiomeric composition of monoterpene hydrocarbons in some conifers and receptor neuron discrimination of alpha-pinene and limonene enantiomers in the pine weevil, *Hylobius abietis*. *J Chem Ecol* 24:273-287.
- WILLIAMS, C. E., LIPSCOMB, M. V., JOHNSON, W. C. & NILSEN, E. T. 1990. Influence of leaf litter and soil-moisture regime on early establishment of *Pinus pungens*. *Am Midl Nat* 124:142-152.
- WILMSHURST, J. F., FRYXELL, J. M. & BERGMAN, C. M. 2000. The allometry of patch selection in ruminants. *P Roy Soc Lond B Bio* 267:345-349.

- WINK, R. L. & WRIGHT, H. A. 1973. Effects of fire on an Ashe juniper community. *J Range Manage* 26:326-329.
- XANTHOPOULOS, G., CABALLERO, D., GALANTE, M., ALEXANDRIAN, D., RIGOLOT, E. & MARZANO, R. 2006. Forest fuels management in Europe, pp. 29-46. Proceedings of the USDA Forest Service, RMRS-P-41.
- YAGER, L. Y. & SMEINS, F. E. 1999. Ashe juniper (*Juniperus ashei*: Cupressaceae) canopy and litter effects on understory vegetation in a juniper-oak savanna. *Southwest Nat* 44:6-16.
- YARNELL, E. 2002. Botanical medicines for the urinary tract. *World J Urol* 20:285-293.
- YAZDANI, R., RUDIN, D., ALDEN, T., LINDGREN, D., HARBOM, B. & LJUNG, K. 1982. Inheritance pattern of five monoterpenes in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Hereditas* 97:261-272.
- YOUNG, G. P. & BUSH, J. K. 2009. Assessment of the allelopathic potential of *Juniperus ashei* on germination and growth of *Bouteloua curtipendula*. *J Chem Ecol* 35:74-80.
- ZANGERL, A. R. 1990. Furanocoumarin induction in wild parsnip: Evidence for an induced defense against herbivores. *Ecology* 71:1926-1932.
- ZANGERL, A. R. & BERENBAUM, M. R. 1990. Furanocoumarin induction in wild parsnip: Genetics and populational variation. *Ecology* 71:1933-1940.

---

## Köszönetnyilvánítás

A természettudományos kutatások terén is megfigyelhető az az általános tendencia, hogy egy kutatás során a kutatónak több olyan tudományterületet érintő feladattal kell megbírkóznia, amelynek megoldására egyedül nem mindig képes. Kisebb-nagyobb szakmai műhelyekbe tömörülve azonban hatékony együttműködés jöhet létre, és együtt könnyebb szembenézni a nehezebb problémák megoldásával is. Doktori képzésem alatt, kíváncsi ember lévén, érdeklődésem több felé irányult, de ennek köszönhetően sok, olyan számomra új biológiai problémával találkoztam, amelyekből szakmai ismereteimet bővíthettem.

Köszönöm témavezetőmnek, Altbäcker Vilmosnak a sok-sok éven át tartó szakmai útmutatását, és a belém vetett bizalmat. Hálás vagyok, hogy ezen időszak alatt sok olyan oktatóval, kollégával találkozhattam, akiktől nemcsak szakmailag tanulhattam, hanem követendő példaként jelentek meg előttem. Mindenkinek nagyon köszönöm ezeket a szakmai és emberi élményeket. Jó volt velük együtt gondolkodni, dolgozni, a világ egy szűk szeletét természettudományos módszereken keresztül megismerni. Sokat segítettek a megerősítő, pozitív eredmények, élmények és a szakmai elismerések, erőt és kitartást adva a folytatáshoz. Leginkább azokat az tanácsokat és kritikákat szeretném megköszönni, amelyek rávilágítottak a hibáimra, tévedéseimre. Talán ezekből tanultam a legtöbbet.

Németh Istvánval, Nyitrai Viktorral, Gedeon Csongorral és Szabó Évával jó volt bepillantást nyerni az ürgék titokzatos téli és nyári életébe, egy kicsit ürgésznek lenni. Emlékezetes volt Szenczi Péterrel Dávodon gúzühalmokat ásni, amely az egyik legkellemesebb gúzüegeres kiszállás volt. Köszönöm Bánszegi Oxánának és Dűcs Anitának, hogy nyulásként olyan sokszor segítettetek a nyúlházi teendőknél. Mindannyióttokkal szerettem együtt lenni, amikor konferenciát szerveztünk, és akkor is, amikor közösen bukdácsoltunk a homokdűnék között, vagy amikor reflektoroztunk a ködös bugaci éjszakában.

Köszönöm a Pongrácz házaspár akkurátus angol nyelvi javításait és azokat a szakmai megjegyzéseit, amiket a beküldésre váró kéziratoknál kamatoztattam.

Legtöbb köszönettel a szüleimnek tartozom, akik mindvégig fontosnak tartották a tanulmányaimat, és folyamatosan támogattak, ami nélkülözhetetlen hajtóerőt jelentett, és jelent mind a mai napig.

Rendkívül sok hálával tartozom feleségemnek, Julinak, aki végtelen türelmével képes volt kisimítani az eredménytelen napok gondjait és felgyülemlett homlokráncait, és odaadó szeretetével olyan családi hátteret teremtett, ahova mindig öröm megérkezni.

---

## Összefoglaló

A dolgozatban a növényevő emlősök táplálkozását vizsgáltam, különös figyelmet fordítva a mérgező növények fogyasztására, valamint a növények fogyasztásának ökológiai jelentőségeire. A hazai homoktalajon kialakult borókások fűlsivatagi, alacsony produktivitású vegetációjában figyelemre méltóan sok mérgező növény található. Vizsgálataim középpontjában a kiskunsági ősbörökásokban élő üregi nyúl és a területen legelő juh, valamint a közönséges boróka közötti kapcsolat tisztázása állt. A kutatásaimból levonható következtetéseim szerint az itt élő növényevők szelektíven táplálkoznak, olyan növényeket válogatnak, amelyekben relative alacsony és kiegyensúlyozott a toxinok aránya.

Az elvégzett kísérleteimből és megfigyeléseimből az alábbi legfontosabb eredményeket kaptam:

- A boróka bokrok illóolaj-mennyisége fordított arányban áll a rágottság mértékével, ami szezonális változásokat is mutat.
- A hosszútávú legelés befolyásolja a különböző populációk korösszetételét és térbeli eloszlását a helyi növényevőktől függően.
- A különbözően rágott bokrok illóolaj-összetétele jelentős komponensbeli eltéréseket mutat.
- A juhok és a nyulak táplálékválasztása a hajtások illat- és illóolaj-mintázata alapján történik.
- A növényevők boróka fogyasztását a növény kemotípusos besorolása határozza meg, ami mellett az MNA-k integrált hatása is fontos lehet.
- Naiv nyulak képesek az egyedi növényi minőségbeli különbségek érzékelésére és ez kihat a táplálkozásukra is.
- Az üregi nyulak sajátos táplálkozása a természetes fűlsivatagi társulások jelentős vegetáció formáló tényezőjeként jelenik meg.

Munkám során számos olyan összefüggést találtam, amely bemutatja, hogy a növényevő emlősök még a mérgező növényekkel teli társulásokban is képesek életben maradni a különböző viselkedésen alapuló védekezési mechanizmusaik segítségével. Ezek azonban nem jelentenek teljes védelmet a növényevők számára, mert a növények dinamikus képesek válaszolni a növényevők adaptív tulajdonságaira, legtöbbször új kémiai komponensek termelésével. A növény-növényevő interakció tehát egy több időléptékben végbemenő dinamikus kapcsolat, amit a két fél egymáshoz való alkalmazkodása folyamatosan formál. A tapasztalatok felhasználhatóak a korszerű legeltetési tájhasználatban, ezért kulcsfontosságú a természetes ökológiai rendszerek tanulmányozása és az élőhelyük védelme.

---

## Summary

I have studied the foraging of herbivore mammals and its ecological consequences. It is remarkable that herbivores are able to find their food for surviving in certain low productive arid habitats where toxic plant species are highly accumulated. During my PhD I focused my attention particularly on the toxic plant choice mechanisms and on the consumption modifying factors of sheep and European rabbit, as well. This question was examined in a relevant and unique habitat: in the semi-arid juniper forests of the Kiskunsági National Park, Hungary.

The most important observations and results:

- The essential oil yield of juniper shrubs is inversely proportional to their browsing damage and the yield also shows seasonal effects.
- The long term browsing of the local herbivores has an effect on the age structure of the juniper populations.
- The chemical composition of the juniper essential oils considerably reflects their browsing damage.
- Food choice is based on the juniper essential oil quality and the odor-matrix.
- Food palatability is evaluated by the plant chemotype and the integrated physiological effect of the secondary metabolites could also be important.
- The naïve rabbit could sense the quality differences among plant individuals which modifies their food choice and foraging.
- The major factor increasing the spatial heterogeneity in the semi-arid juniper forests at landscape level is the rabbit due to their special selective foraging behaviour.

In our investigations, we detected several relationships to demonstrate the crucial importance in mammalian herbivores surviving due to their defence mechanisms against toxic plant consumption in a low productive habitat. These mechanisms usually do not suggest general protection because the browsed plants are also able to respond to the browsing damage by producing new and harmful components as a chemical defence. Therefore, the herbivore-plant interaction is a dynamic relationship, manifested in different time and spatial scales, which is driven by the continuous adaptation of the participating species. The natural conservation and protection of the natural ecological system is fundamental since the knowledge of species-species interactions could be adapted in the practice of the recent pastoral landscape management.